19 植物的调控系统

一.植物激素

二.植物的生长响应和生物节律

三.植物对植食动物和病菌的防御

一、植物激素

1.概念

➢植物生长物质：具有调节和控制植物生长发育的一些生理活性物质，包括植物激素和植物生长调节剂。

➢植物激素：是指在植物体内合成，通常从合成部位运往作用部位，对植物的生长发育产生显著调节作用的微量生理活性物质。

➢植物生长调节剂：具有植物激素活性的人工合成的物质。

➢**植物激素的分类：**

生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯 、油菜素甾体类、多胺、茉莉酸类、水杨酸及肉桂酸等。

2.生长素类(Auxins)







植物的向光性：植物的枝叶向着光生长。

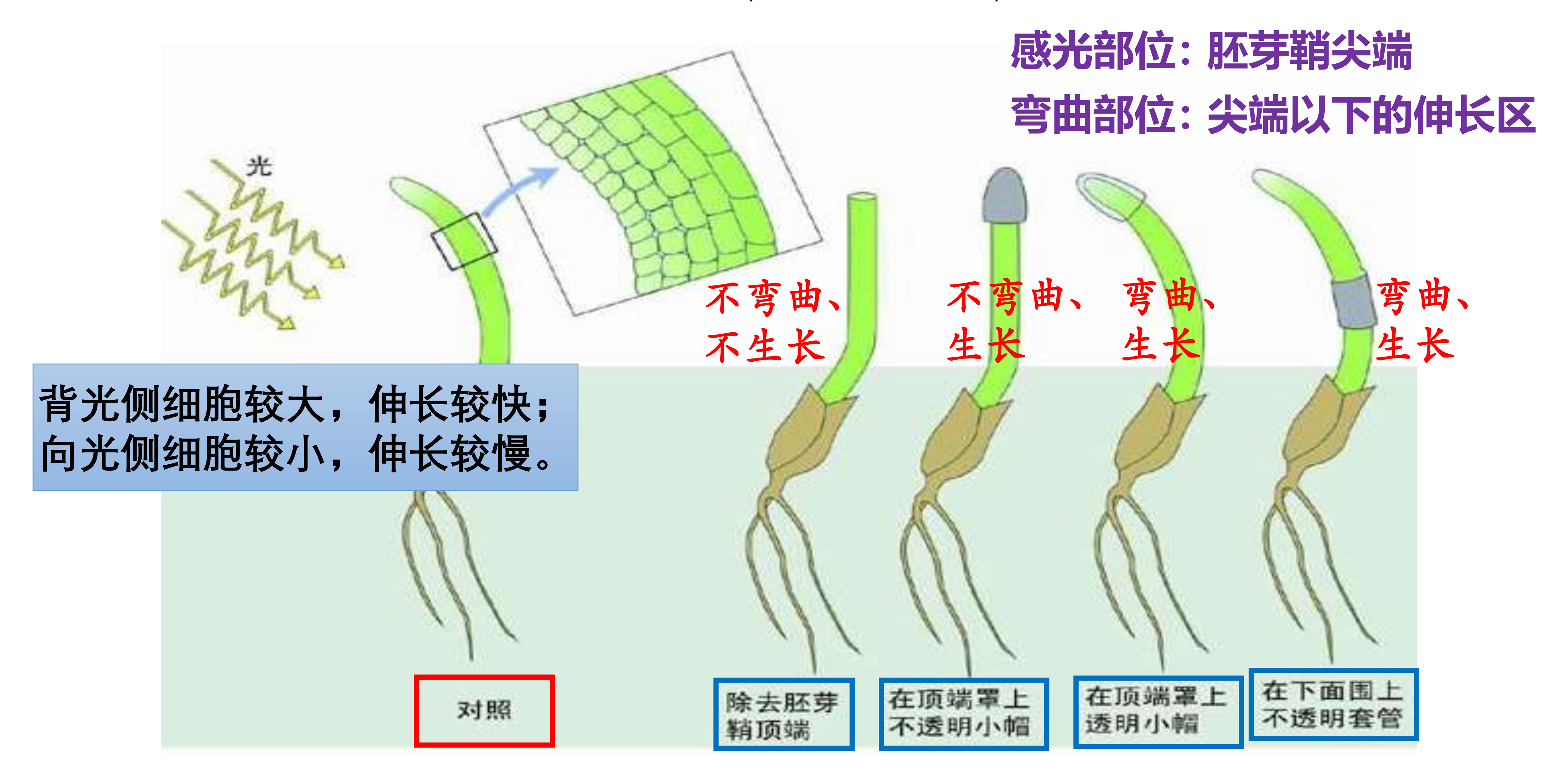
是一种适应特征，能使植物获得最大量的光，有效的进行光合作用

2.1.生长素的发现

1880年，达尔文父子，金丝雀虉草(一种单子叶植物)胚芽鞘的向光性。

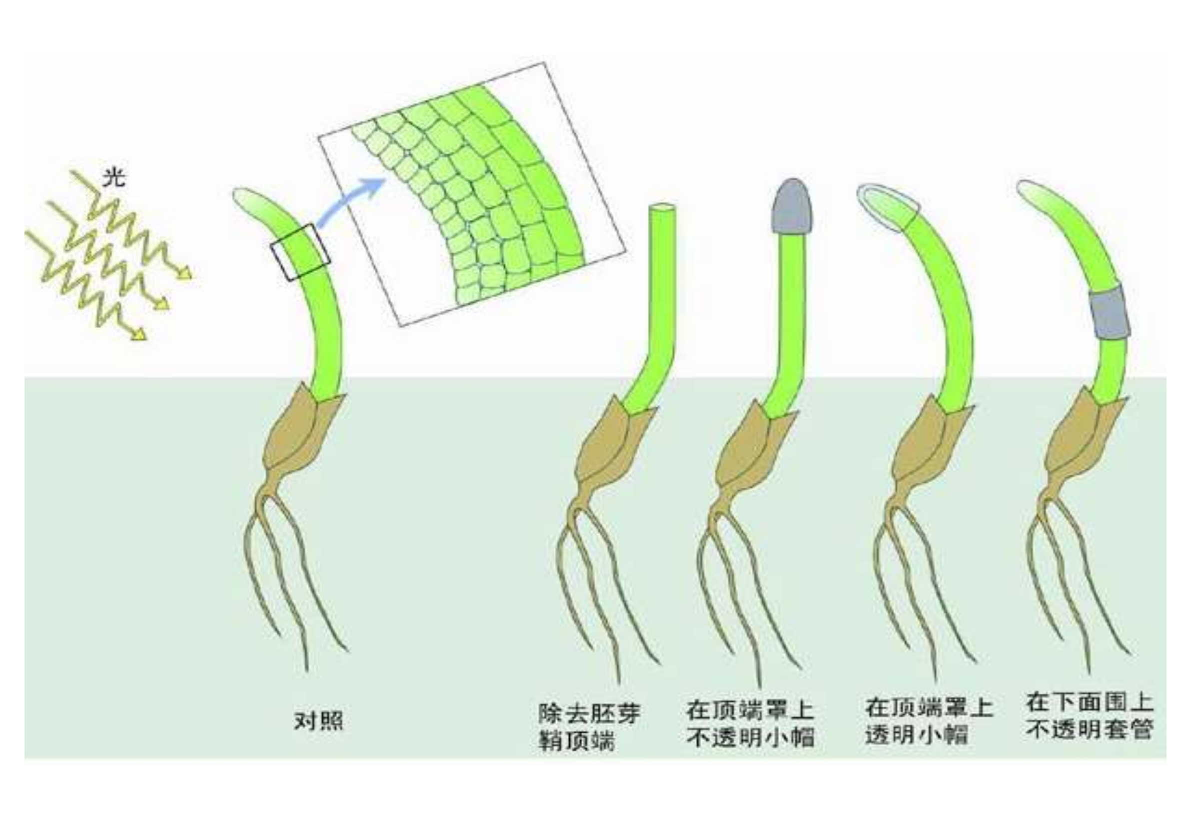
感光部位：胚芽鞘尖端

弯曲部位：尖端以下的伸长区



2.1.生长素的发现

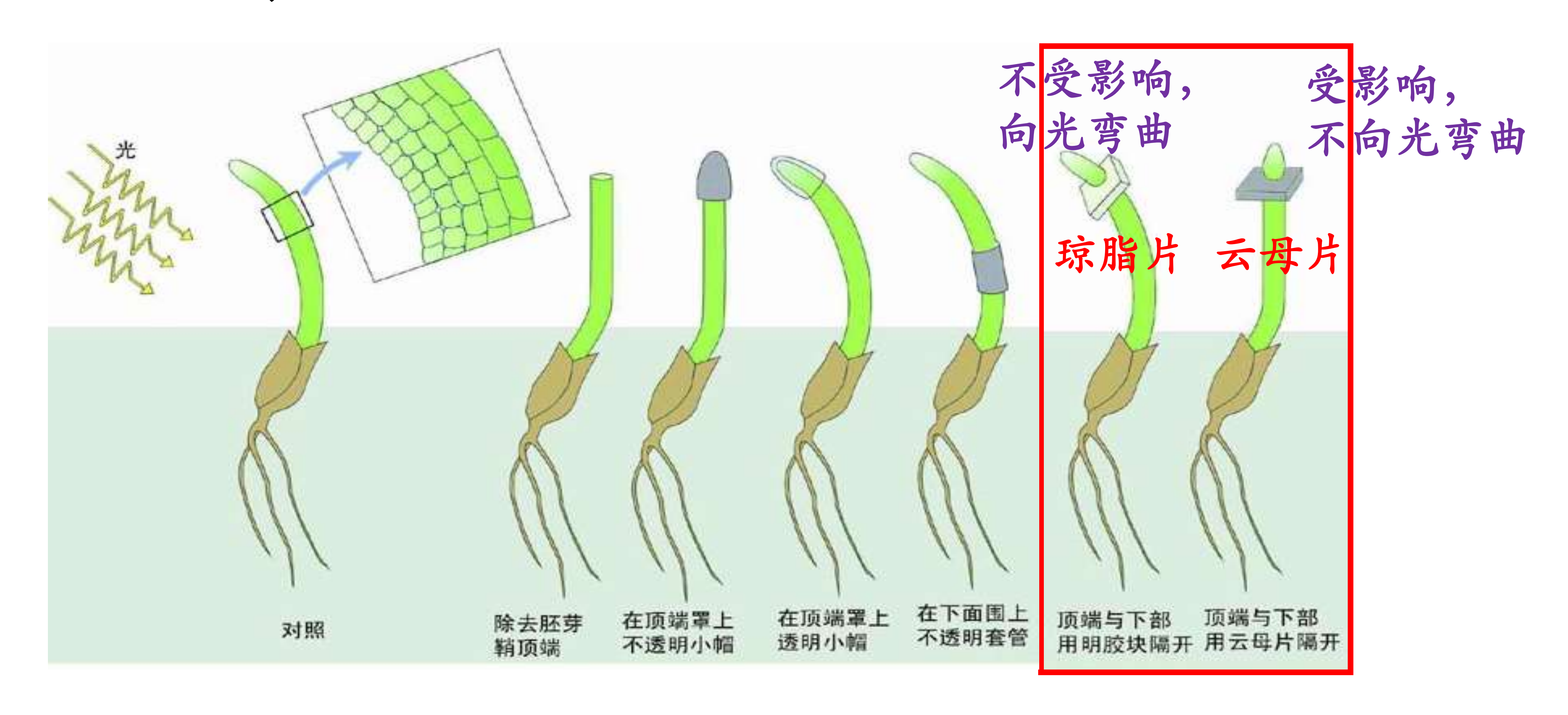
1880年，达尔文父子，金丝雀虉草(单子叶)胚芽鞘的向光性。



Darwins提出了一种假说：

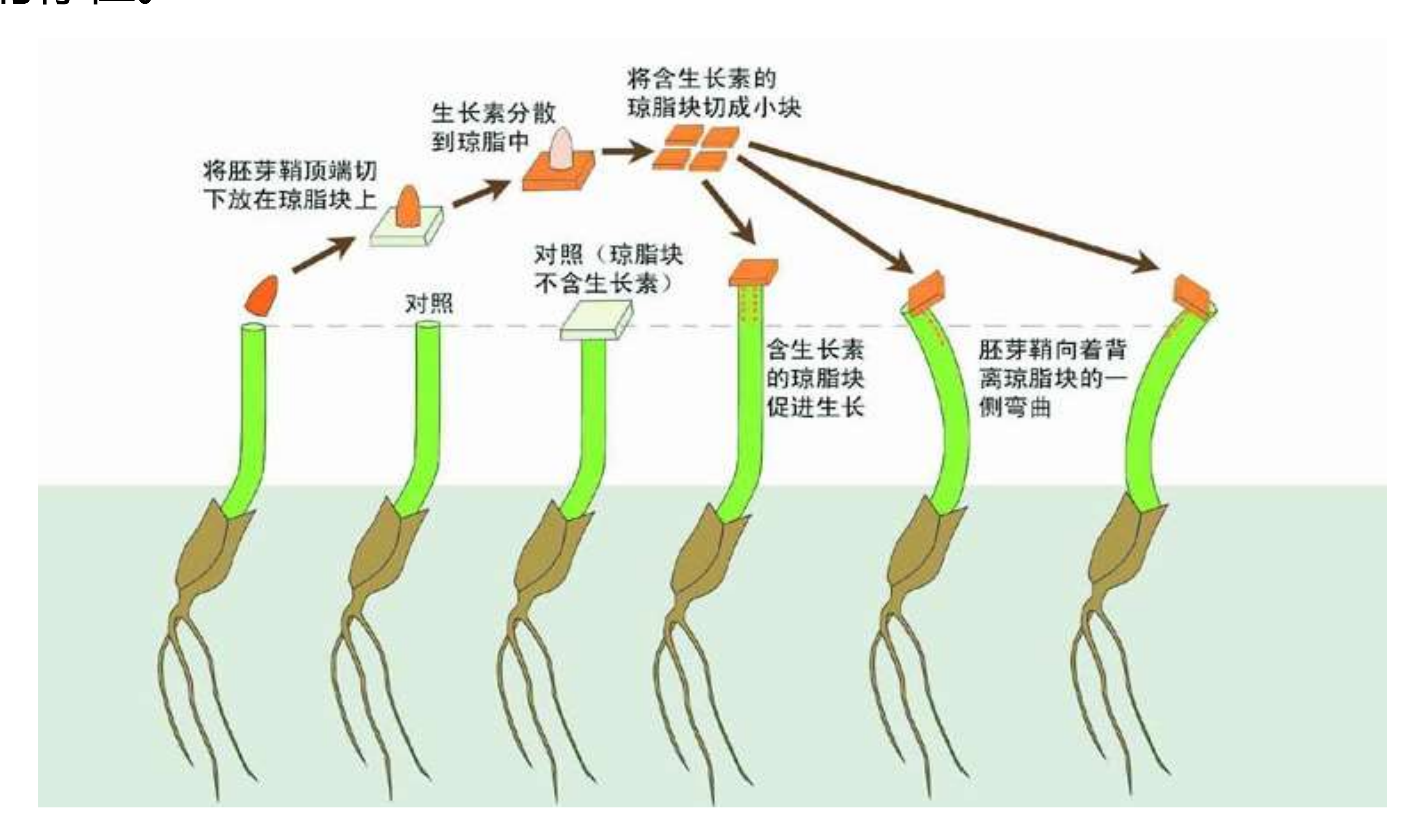
胚芽鞘顶端受光后产生的某种化学信号被从顶端传送到下面弯曲的部位，导致胚芽鞘下部细胞向光的一侧与背光的一侧细胞生长不均匀。

几十年后，丹麦科学家波森·詹森用实验验证了Darwin父子提出的假说。

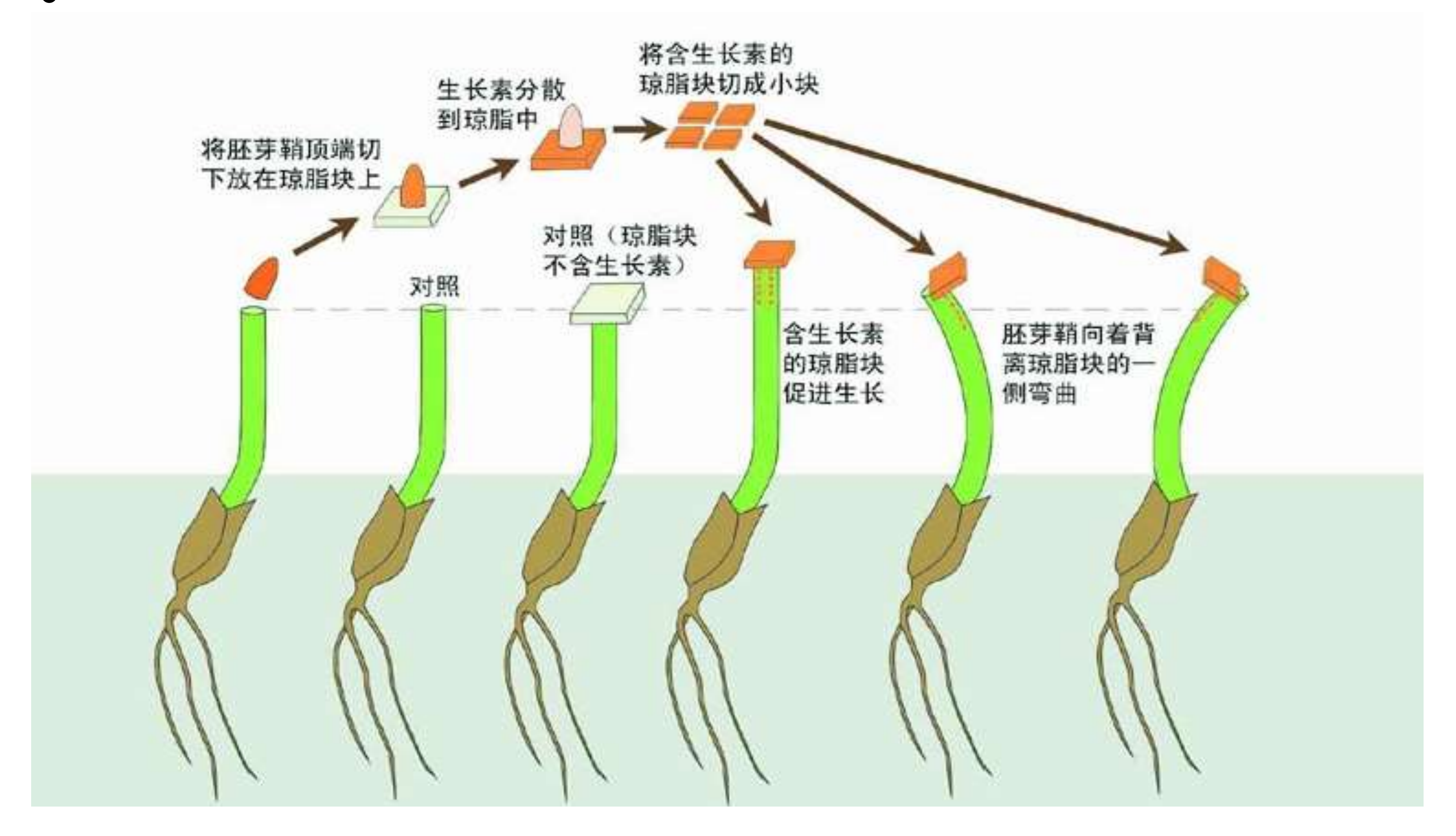


实验证明：Darwin父子提出的某种信号是一种可传输的化学物质。

1926年，年轻的荷兰植物生理学家温特进一步改进实验，验证这种化学物质的存在。



1926年，年轻的荷兰植物生理学家温特进一步改进实验，验证这种化学物质的存在。



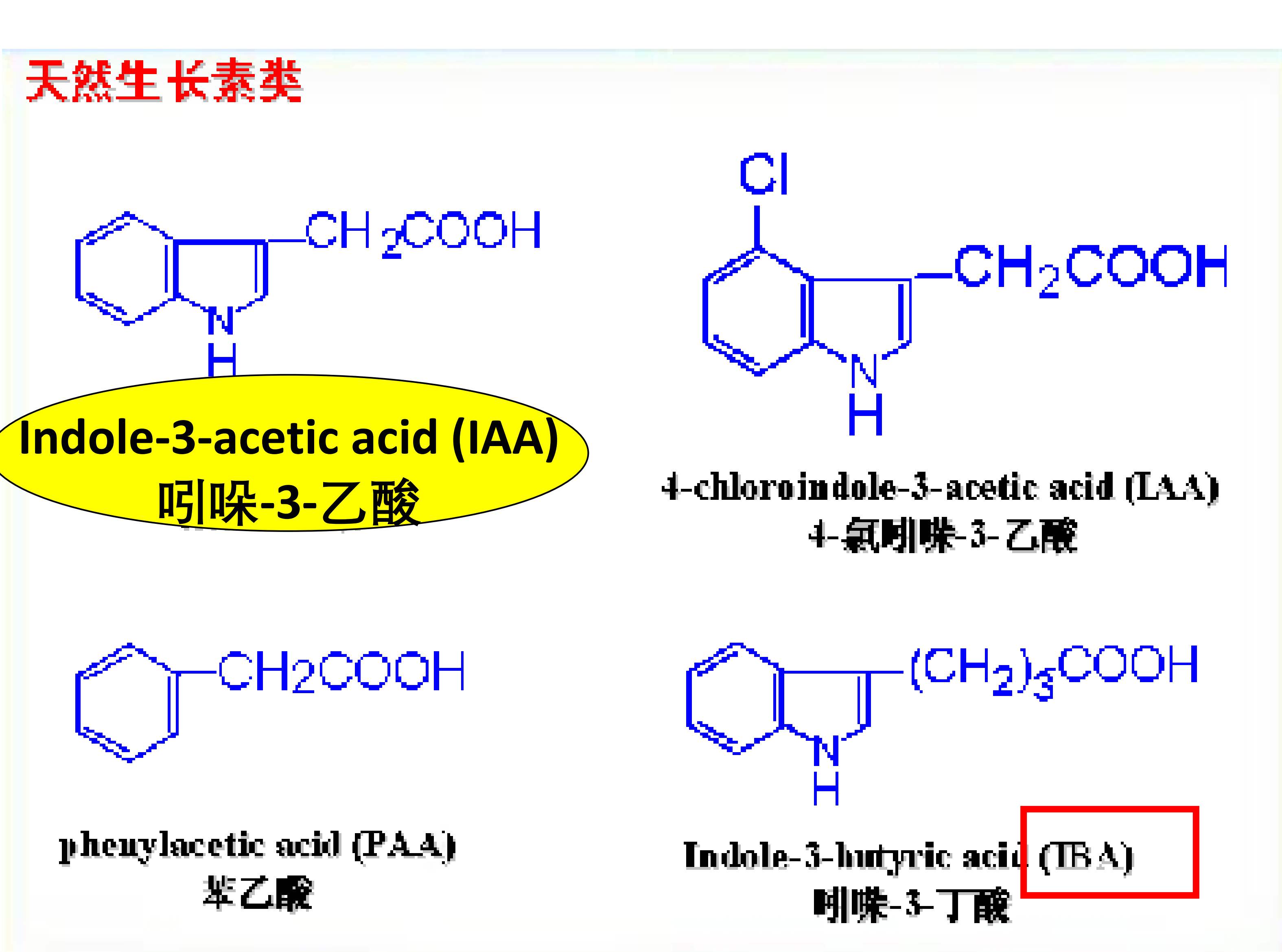
Went结论：由胚芽鞘顶端受光产生的化学信号物质可以刺激细胞生长。他将这种植物激素定名生长素。

2.2.生长素的类型和结构

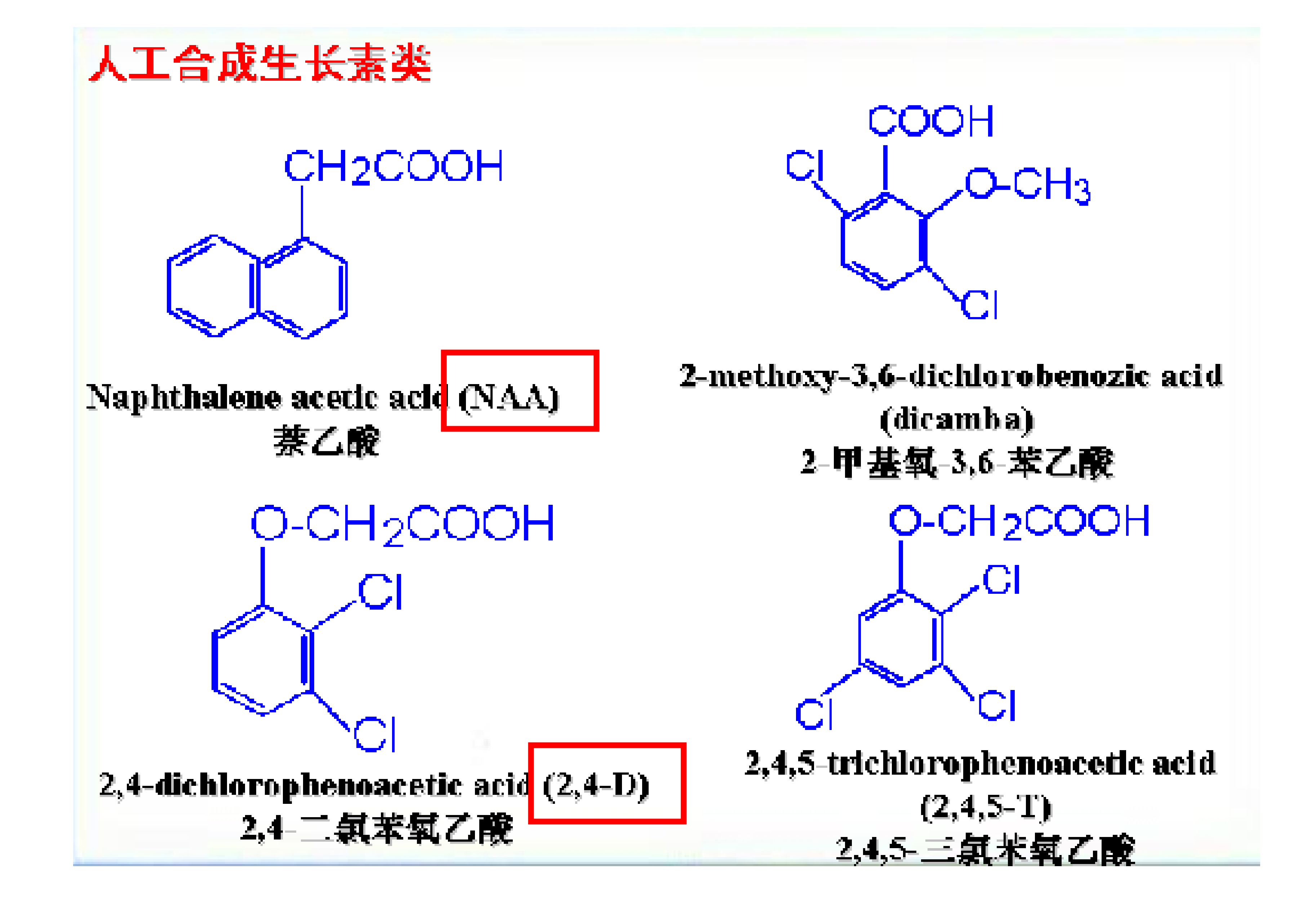
➢天然的生长素类：

由色氨酸合成，

存在于植物细胞中



➢人工合成的生长素类：



人工合成生长素类
CH2COOH
Naphthalene acetic acid (NAA)
萘乙酸
COOH
Cl
O-CH3
Cl
2-methoxy-3,6-dichlorobenozic acid
(dicamba)
2-甲基氧-3,6-苯乙酸
O-CH2COOH
Cl
Cl
2,4-dichlorophenoacetic acid (2,4-D)
2,4-二氯苯氧乙酸
O-CH2COOH
Cl
Cl
Cl
2,4,5-trichlorophenoacetic acid
(2,4,5-T)
2,4,5-三氯苯氧乙酸

- 5大类植物激素包括：
- 生长素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸、乙烯

- 激素可以促进细胞生长，也可以抑制细胞生长

- 在大多数情况下，不是单一的一种激素起作用，而是几种激素的比例，几种激素相互协调地共同参与植物生长发育的调控。

1、生长素（IAA）

（1）分布

分布广，不均匀。根、茎、叶、花、种子及胚芽鞘，含量低，分生组织（胚芽鞘、芽、根尖等）和生长旺盛的幼小器官中多，衰老组织少，主要在顶端分生组织中合成。

（2）作用：促进细胞伸长生长

作用的二重性：低浓度时，促进；

高浓度时，抑制，甚至导致死亡。

- 与细胞年龄有关：幼嫩细胞反应非常灵敏，年老细胞灵敏性下降，高度木质化及分化程度高细胞，不敏感。
- 与器官的种类有关：根>芽>茎。

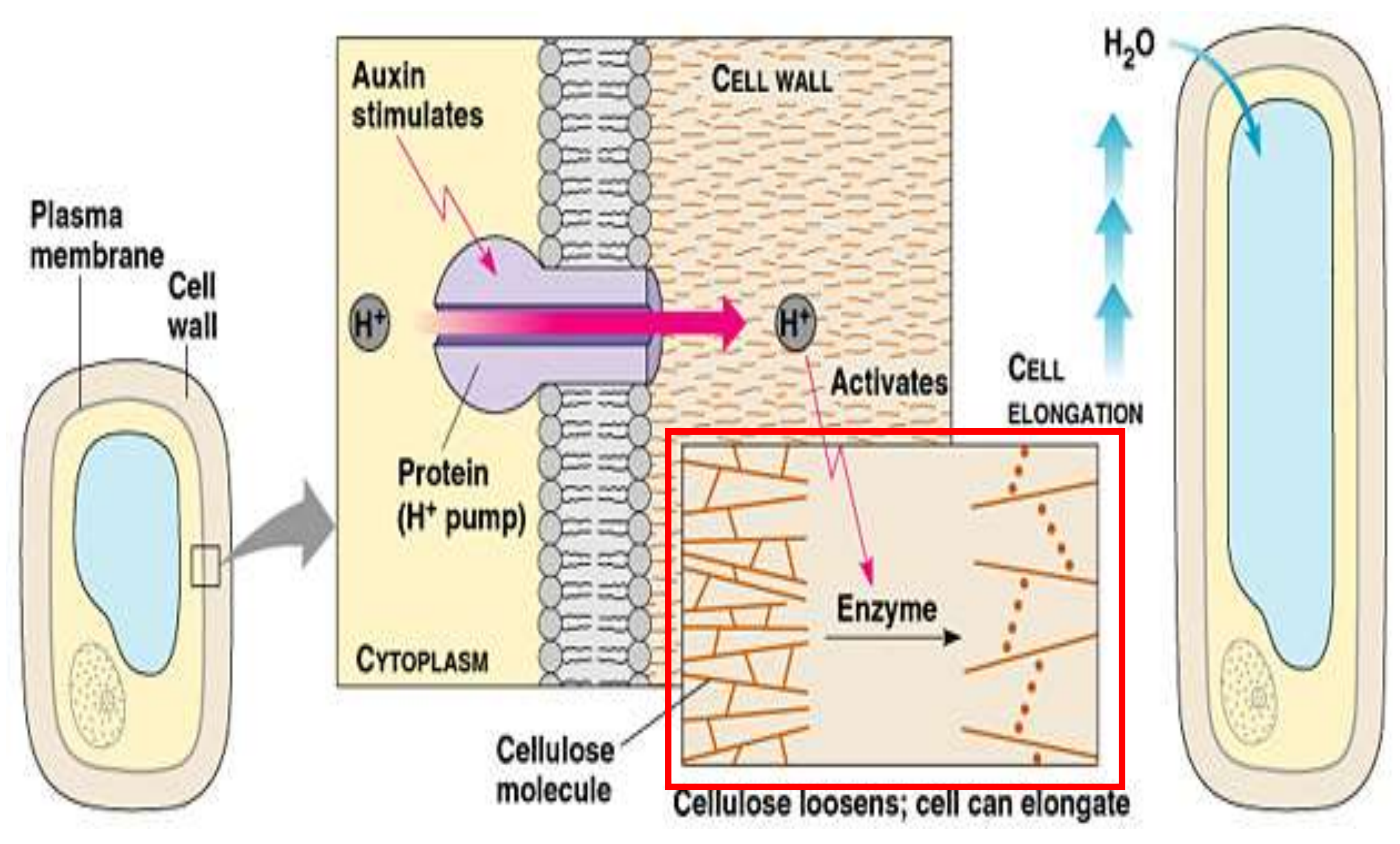
生长素为什么可以促进细胞伸长?

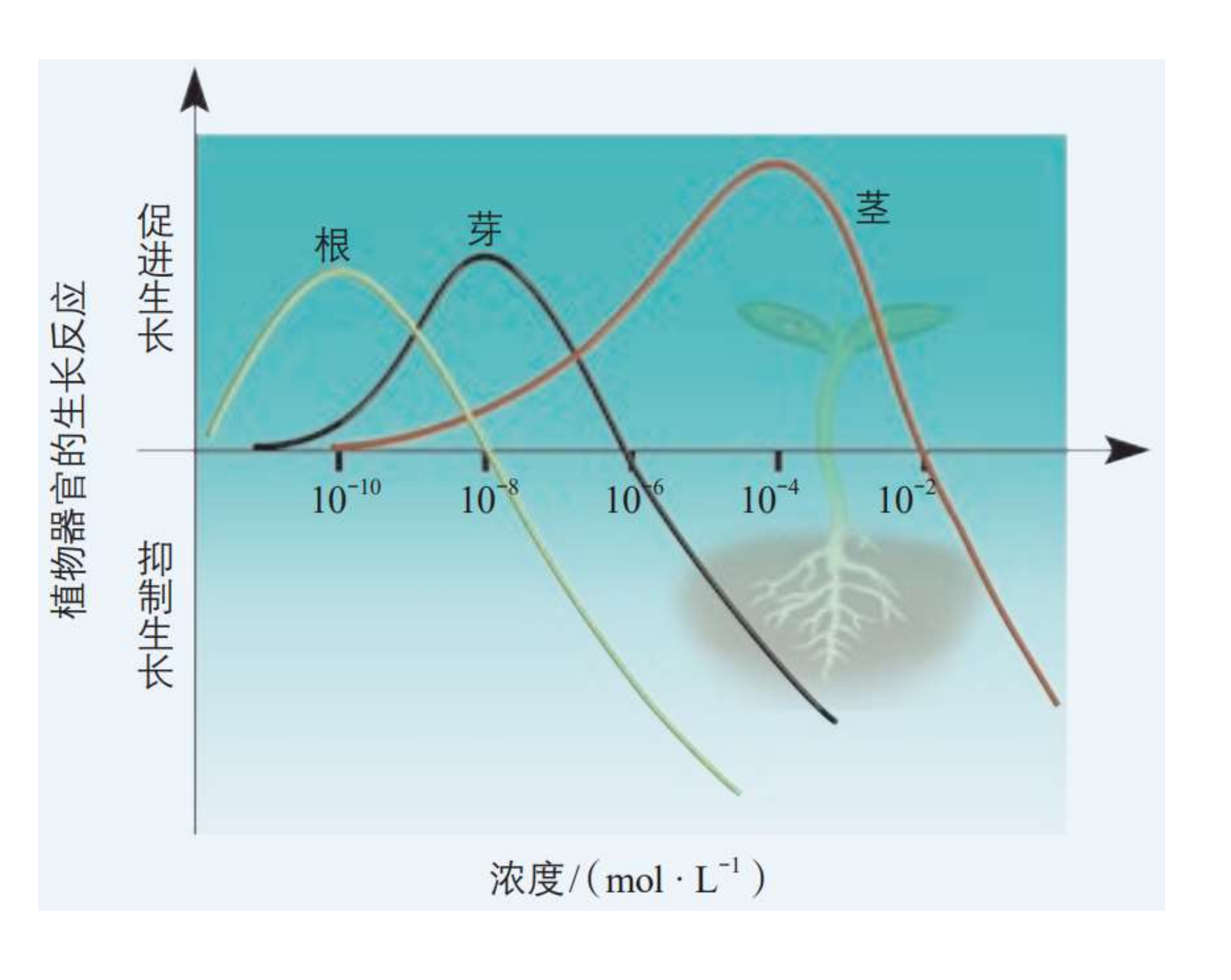
- A、可增加细胞壁的可塑性，诱导细胞伸长生长。
- B、诱导与生长有关的基因的表达，可促进核酸和蛋白质的合成，从而促进了生长。

生长素为什么可以促进细胞伸长?

- 酸-生长理论：生长素激活质膜上的质子泵（ATP酶），使细胞质中的质子泵到细胞壁，降低细胞壁周围环境的pH，使某些降解细胞壁的酶的活性增加，导致细胞壁多糖（纤维素等）降解。

- 于是细胞壁松弛、不能再阻止细胞的渗透性吸水，于是细胞伸长。细胞进一步合成壁物质和细胞质，巩固细胞的伸长。





不同器官对生长素作用的效应不同

	最适浓度	敏感性
根：	10^{-10} mol/L	最强
芽：	10^{-8} mol/L	较强
茎：	10^{-5} mol/L	最差

最适浓度不同：

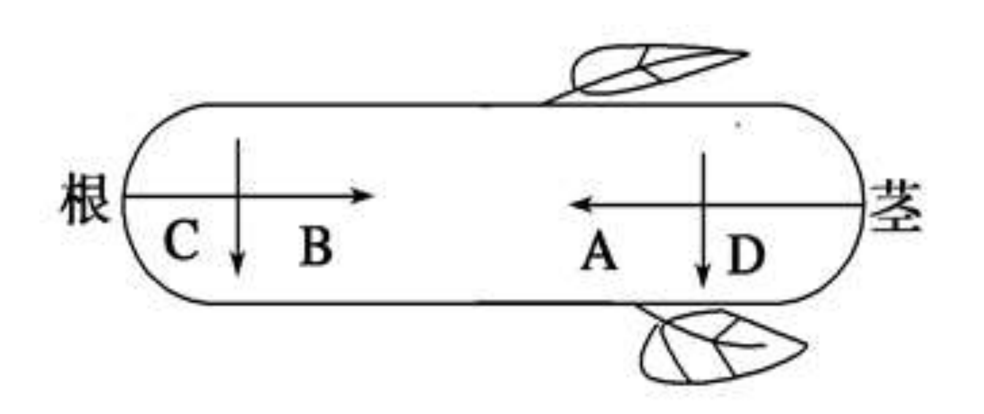
各器官反映程度不同：

生长素的应用：

- 引起植物的向性反应：向光性与向重力性







生长素的应用：

- 顶端优势(apical dominance)



- 促进插条不定根的形成
- NAA处理非洲紫堇



生长素的应用：

- 生长素促进茎长粗，
- 促进果实生长（无籽果实）

发育中的种子也可以产生IAA，从而促进果实的生长发育。

喷洒人工合成的生长素类似物，可以不经过受精作用而形成果实。



2.赤霉素（GA）

- 发现过程：

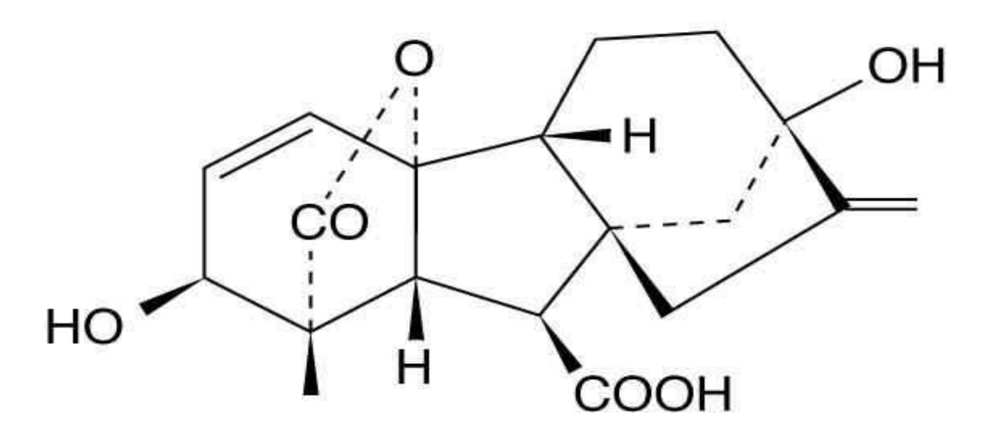
➢1926年，黑泽英一发现赤霉菌的分泌物能引起水稻植株徒长（恶苗病），恶苗病使水稻在结实前就死亡，颗粒无收。

➢1935年，从水稻赤霉菌中分离出这种物质，并命名为赤霉素(GA)

➢至1998年，已发现了128种赤霉素，……GA_{128}

- 化学本质：双萜类化合物
- 合成部位：根尖和茎尖
- 分布部位：生长旺盛部位较多，

茎端、嫩叶、根尖果实及种子。



GA_3 (Gibberellic acid)

2.赤霉素（GA）　生理作用

（1）促进茎和叶的生长：与生长素协同

主要对矮生型的植物起作用，如遗传上矮生的豌豆和玉米对GA很敏感，很快达到正常的高度，而正常高生型品种对GA的反应很小，不敏感。



对照　　GA_3处理

2.赤霉素（GA） 生理作用

（2）促进果实生长发育、单性结实。

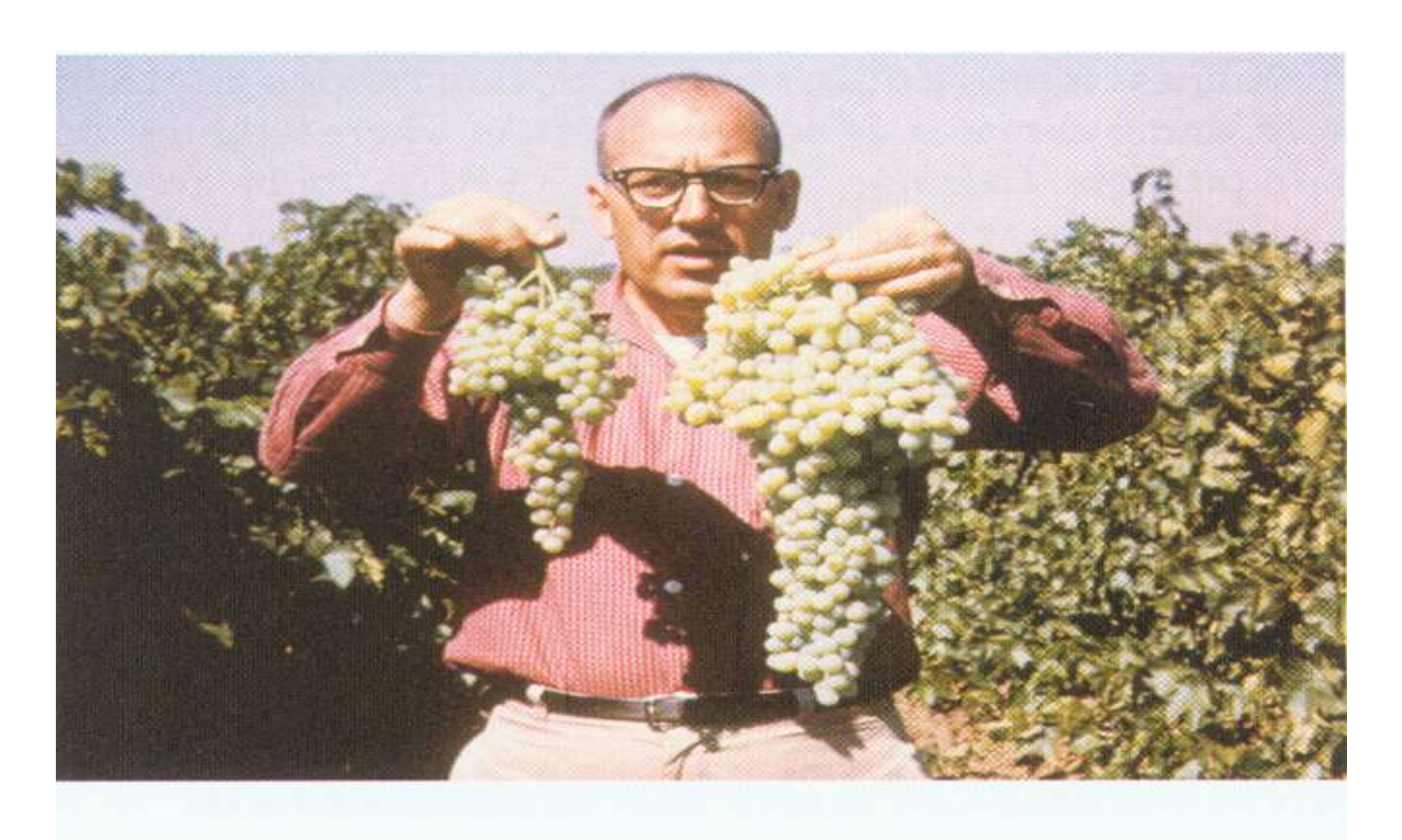


图 20.4 赤霉素诱导的 Thompson 无籽葡萄的生长。左边的一串是未处理的。而右边的一串则是在果实发育期间用赤霉素喷施过的。

2.赤霉素（GA） 生理作用

（3）促进种子萌发、打破块茎和种子的休眠，促进发芽：

如一些需低温处理才能萌发的种子，经赤霉素处理后不需要低温也可萌发。

（4）促进开花：

代替低温，使两年生植物（胡萝卜、芹菜等）在当年开花结实，GA处理可缩短冬小麦的春化时间。



对照　10μg4周后　10μg6周后



图 20.2 甘蓝，一种长日植物，在短光照下保持丛生状，但施用赤霉素处理可以诱导其伸长和开花。如图所示，产生了巨大的开花茎杆。

3、细胞分裂素（cytokinins，CTK）

（1）发现、种类与结构

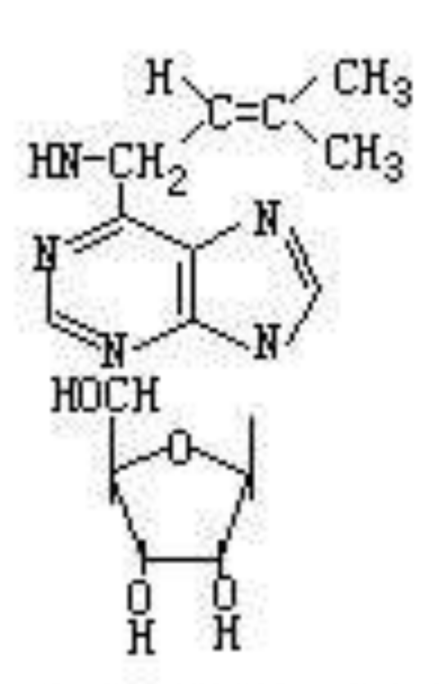
IAA 与 GA的生理作用主要在于促进细胞生长，植物的生长发育过程，不仅包括细胞伸长，而且还包括有细胞的分裂。

（2）性质：促进植物细胞分裂、诱导芽的形成并促进其生长的一类激素的总称。1964年首次分离出天然细胞分裂素——玉米素。现已从植物中发现有十多种，都是腺嘌呤的衍生物。

（3）分布：植物中的细胞分裂素主要在根中合成，通过木质部运转到地上部，在未成熟的果实、种子中也有细胞分裂素形成。

细胞分裂素通式　玉米素（N-异戊烯基腺嘌呤）　二氢玉米素

玉米素核苷



异戊烯基腺苷（iPA）

图 7-13 几种天然的细胞分裂素的结构式

人工合成的细胞分裂素类：

都是腺嘌呤衍生物激素——先天然DNA分离得到，使用人工合成。

如：6-苄基腺嘌呤（6-BA);

二苯脲衍生物。

3、细胞分裂素（cytokinins，CTK）

（4）生理作用

➢促进细胞分裂

对许多愈伤组织的细胞分裂具有明显的促进作用（烟草髓、胡萝卜根、豌豆根、大豆子叶等）

➢促进侧芽发育，消除顶端优势

CTK能解除由生长素所引起的顶端优势，促进侧芽均等生长。

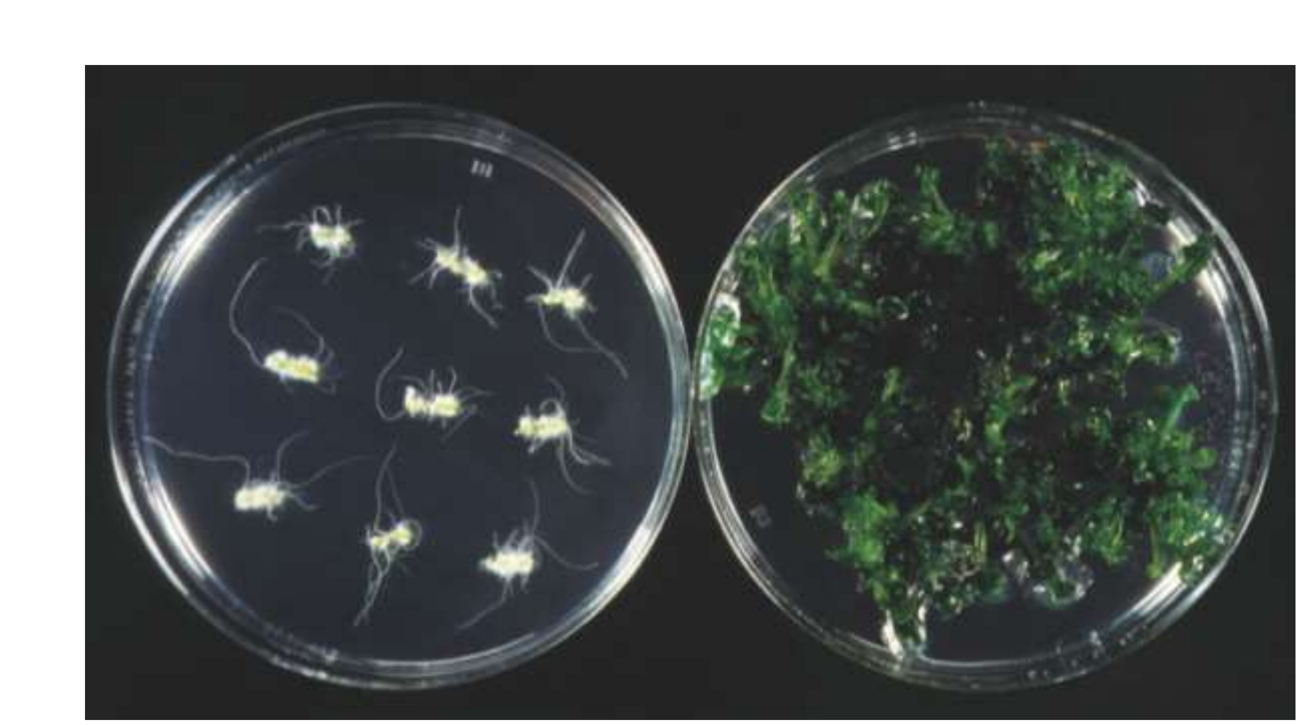


3、细胞分裂素（cytokinins，CTK）

（4）生理作用

➢**生长素和细胞分裂素的比值：**

- CTK/IAA比值接近时不分化；
- CTK/IAA比值高时促进芽分化；
- CTK/IAA比值低时促进根分化。



3、细胞分裂素（cytokinins，CTK）

（4）生理作用

➢促进细胞扩大

细胞分裂素可促进一些双子叶植物(如菜豆、萝卜)的子叶或叶圆片扩大，这种扩大主要是促进了细胞横向增粗所造成的。

➢其它：

细胞分裂素延迟花和果实的衰老，有利于鲜切花保鲜，促进叶绿素合成和叶绿体发育，硝酸还原酶活性等。

4.脱落酸 (Abscisic acid, ABA)

（1）性质：指能引起芽休眠、叶子脱落和抑制生长等生理作用的植物激素。

（2）分布：衰老的叶片组织、成熟的果实、种子及茎、根部等。逆境条件下迅速增加，又叫“应激激素”或“胁迫激素”，如水分亏缺可以促进脱落酸形成。在植物体内再分配速度很快，在韧皮部和木质部液流中存在。

4.脱落酸 (Abscisic acid, ABA)

（3）生理作用：

- 维持芽与种子休眠：休眠与体内赤霉素与脱落酸的平衡有关。
- 促进果实与叶的脱落



Same but rinsed with water



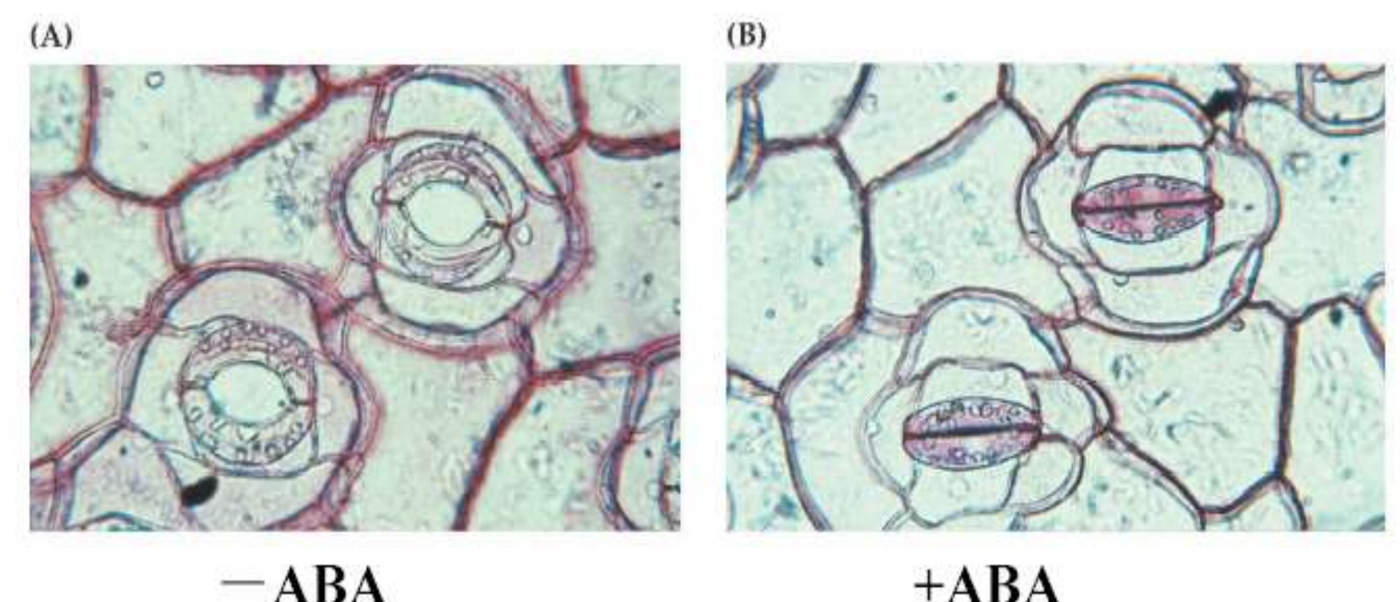
8d ABA

lettuce seeds

4.脱落酸 (Abscisic acid, ABA)

（3）生理作用：

- 促进气孔关闭：在一定范围内，叶片气孔开闭程度与脱落酸浓度呈反比。
- 影响开花和性分化：在长日照条件下，脱落酸可使草莓和黑莓顶芽休眠，促进开花。赤霉素能使大麻的雌株形成雄花，此效应可被脱落酸逆转，但脱落酸不能使雄株形成雌花。



—ABA　　+ABA

5.乙烯 (Ethylene，ETH)

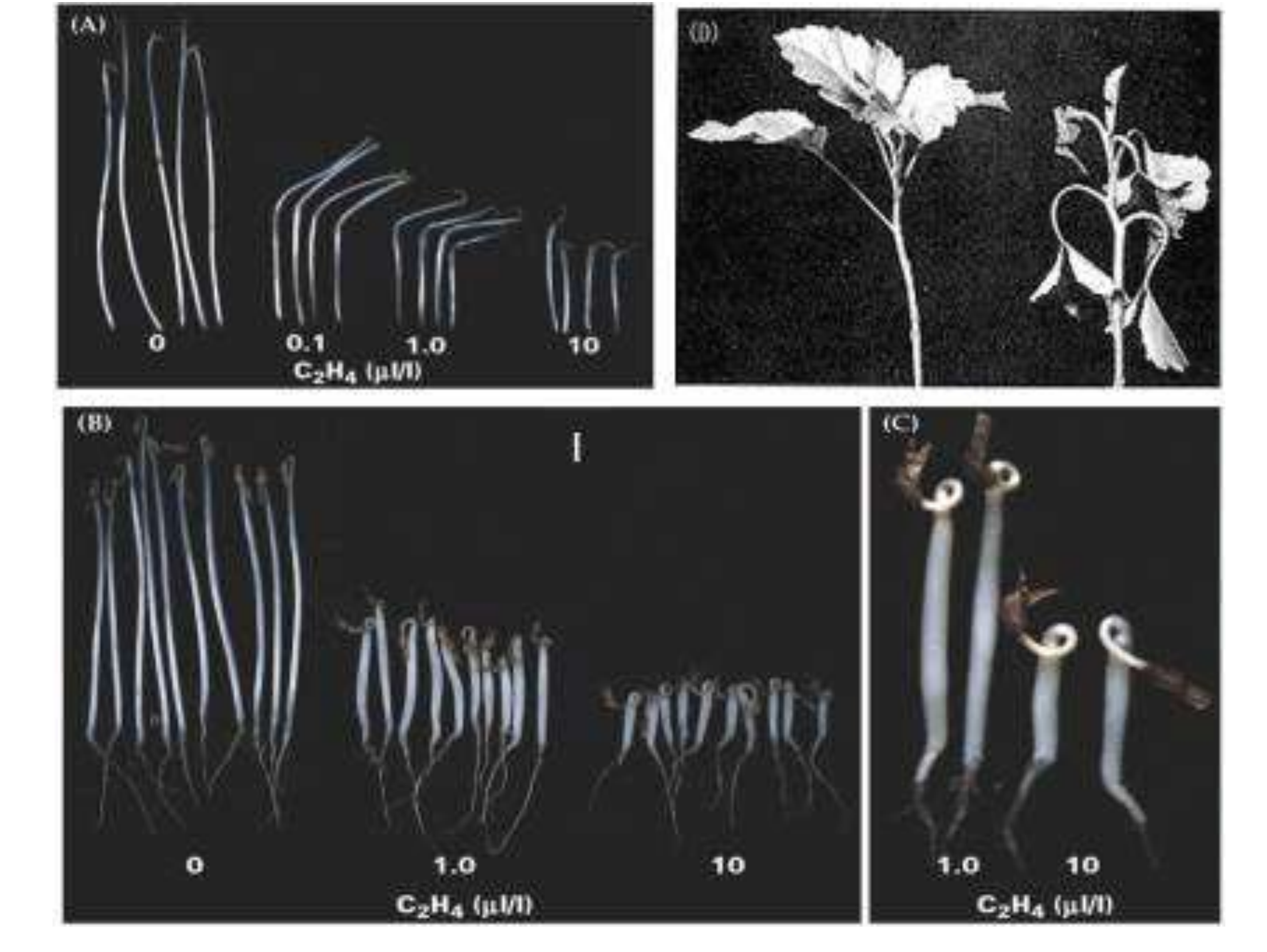
- 乙烯（$CH_2=CH_2$），是各种植物激素中分子结构最简单的一种。

- 生理效应：
  - **催熟**是乙烯最主要和最显著的效应
  - “三重反应”：

    ① 抑制茎的伸长生长（矮化）

    ② 促进茎或根的横向增粗（加粗）

    ③ 使茎失去负向重力性，发生横向生长（变弯）

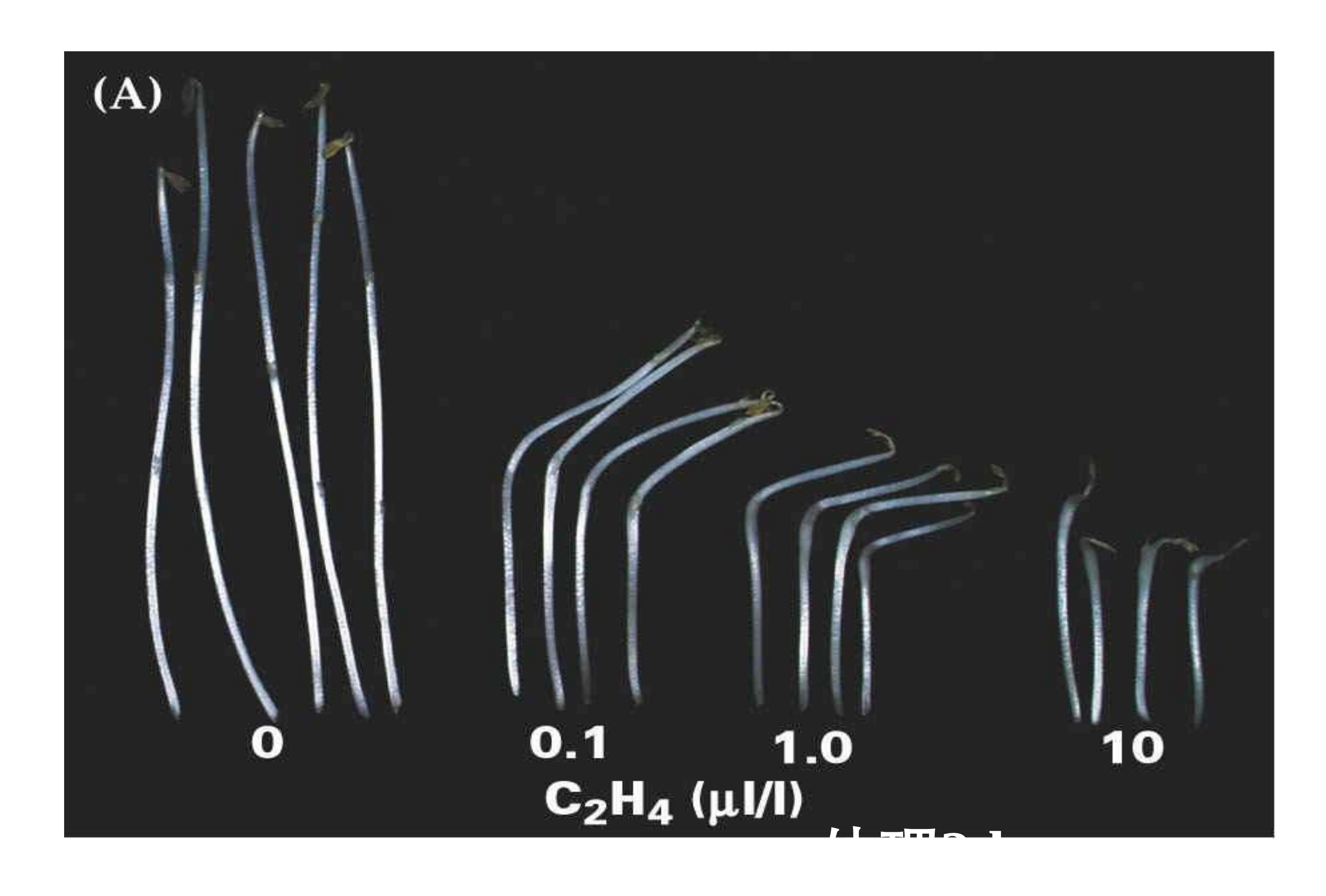


A-C：不同乙烯浓度下黄化豌豆幼苗生长的状态；

D：用10μl·L-1乙烯处理4小时后蕃茄苗的形态，

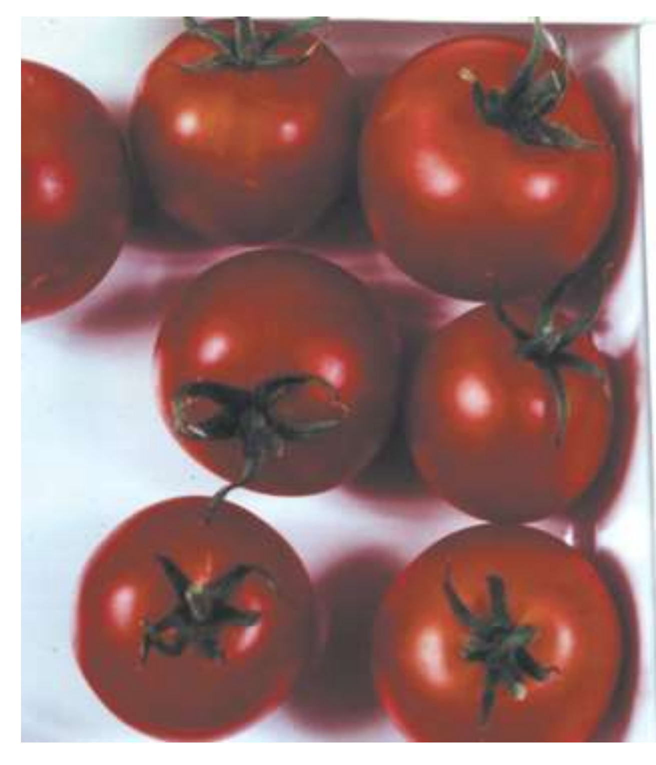
由于叶柄上侧的细胞伸长大于下侧，使叶片下垂

ETH对黄化豌豆幼苗（苗龄6d）的效应——三重反应



4.乙烯 (Ethylene，ETH)

➢促进果实成熟





乙烯含量为野生型的5%



野生型

应用：

1、箱子里一个苹果成熟，其他也很快成熟；

2、把未成熟果实放到塑料袋中密封，由于乙烯堆积很快成熟；

3、避免过度成熟，可以让CO_2环流在储存箱中

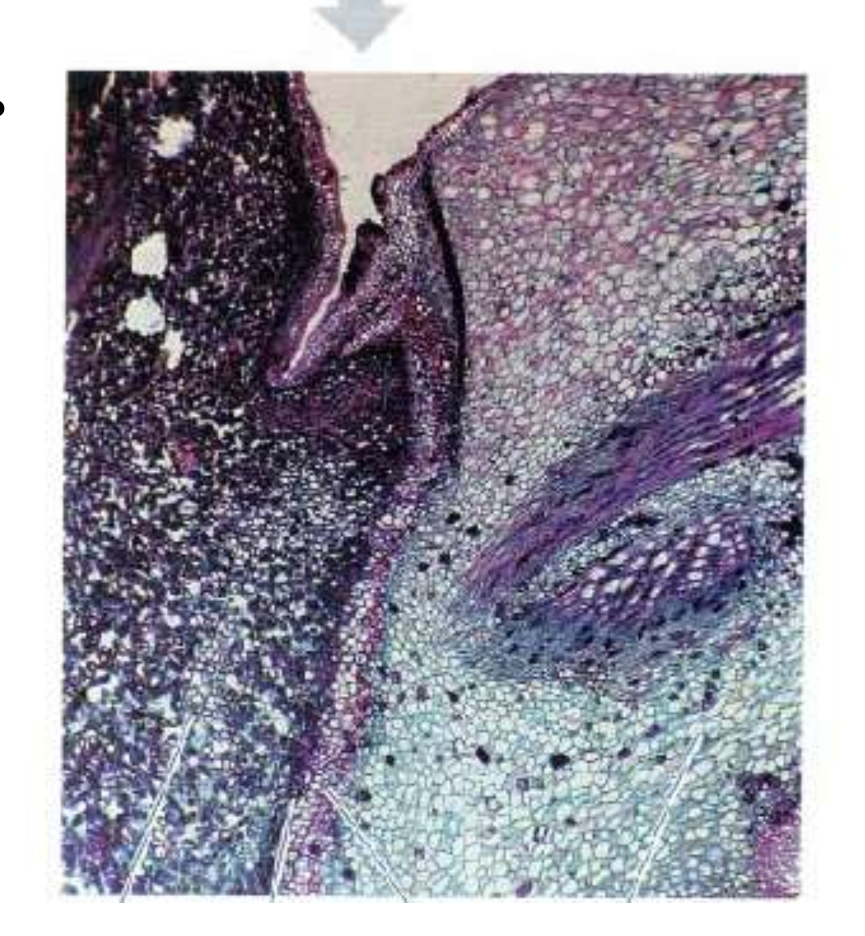
➢秋季树叶变黄、变红

4.乙烯 (Ethylene，ETH)

➢促进脱落

原因：乙烯刺激形成离层细胞。

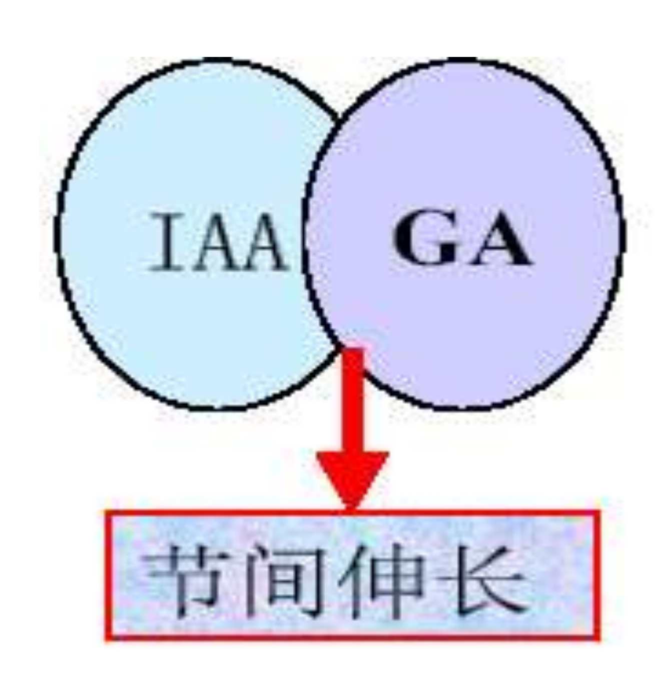
离层是由几排相邻的薄壁细胞组成，叶片的叶柄在叶片重量和风力的作用下从离层处与茎分离。

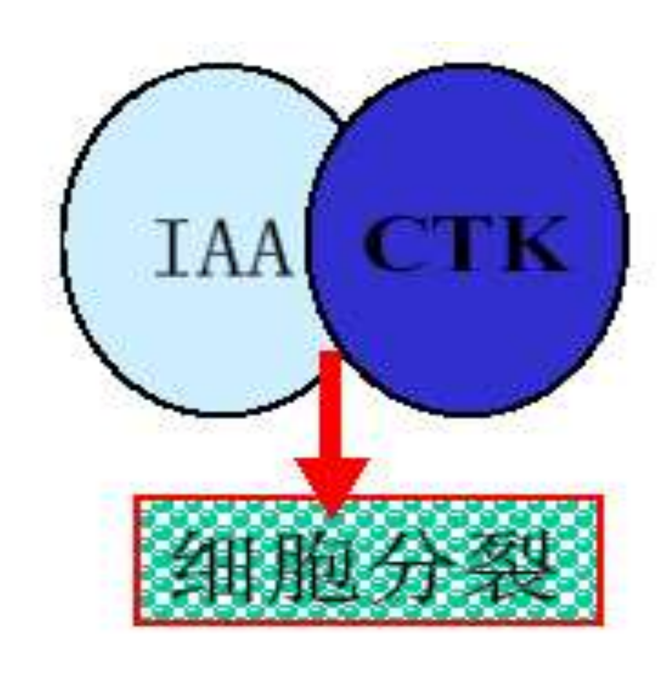


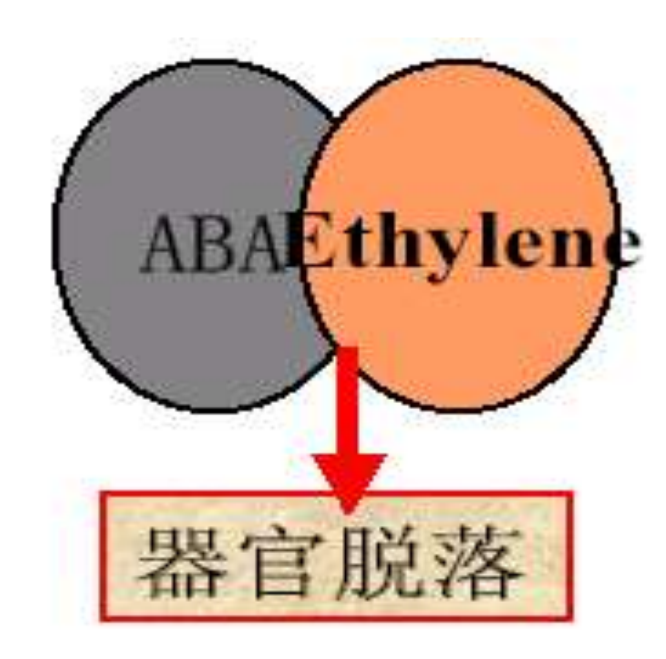
与离层相邻的是茎上的一层保护细胞，在叶片脱落之前保护细胞就会形成叶痕，叶痕表面的死细胞就起到保护作用，避免病原体的侵害。

7.植物激素间的相互关系

➢增效作用（协同作用）







➢拮抗作用

- IAA可防脱落，ABA可抵消IAA推迟器官脱落的效应；
- 而ABA强烈抑制生长和加速衰老的进程可被CTK解除；
- ABA与CTK在气孔开闭上作用相反；
- IAA抑制侧芽生长，保持顶端优势。
- CTK促进侧芽生长，破坏顶端优势；
- GA打破休眠，促进萌发；ABA促进休眠，抑制萌发。

（四）植物激素在农业上的用途



1、人工合成生长素的应用

- 促进插枝生根
- 引起植物的向性生长和顶端优势
- 防止器官脱落
- 促进子房膨大，形成无籽果实
- 促进植物开花
- 除草：高浓度2,4—D(1000ppm)对作物与杂草有区别毒害的作用，双子叶杂草被杀死而对单子叶作物无害。



副产物：二恶英

2、赤霉素在生产上的应用

- 提高叶菜类蔬菜产量
- 啤酒生产
- 形成无籽果实
- 促进种子萌发



3、乙烯的生产应用

- 乙烯利：一种有机酸，其纯品为无色针状结晶。易溶于水，在溶液pH>4时可迅速释放出乙烯。
- 果实催熟：500-1000ppm乙烯利。
- 诱导脱落：600-800ppm。
- 棉花采收期脱叶。
- 茶树疏花。葡萄、樱桃、山核桃等疏花疏果。
- 促进开雌花： 瓜类1-4叶期100-200 ppm乙烯利。
- 促进次生物质排出：5%的乙烯利，橡胶树产胶。漆树、松树等产漆或产脂。

二、植物的生长响应和生物节律

1.植物的向性运动

2.植物有生物钟

3.植物光敏色素与生物钟有关

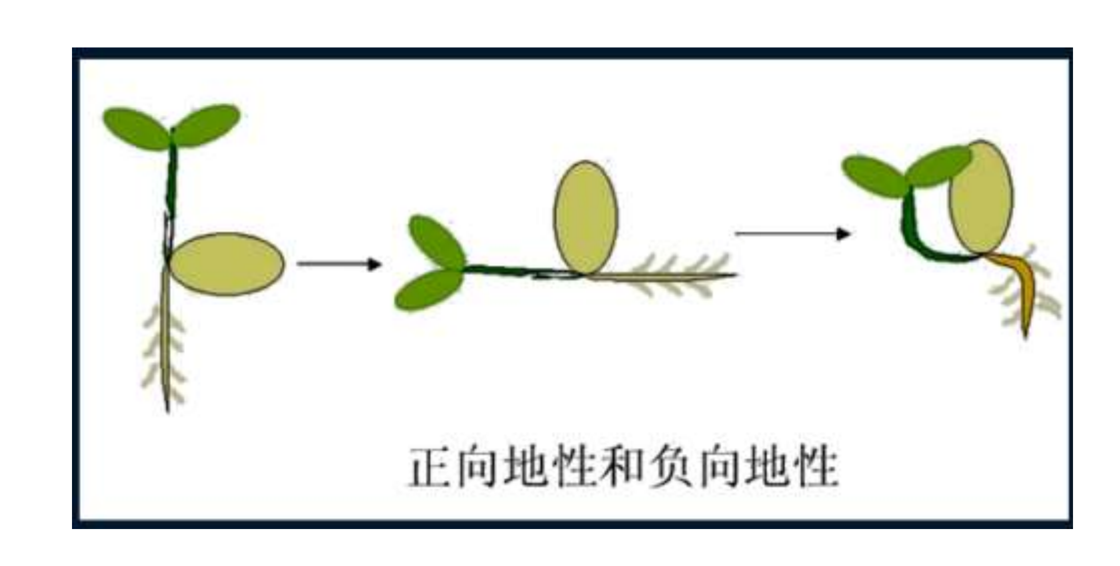
（一）向性改变植物生长的方向

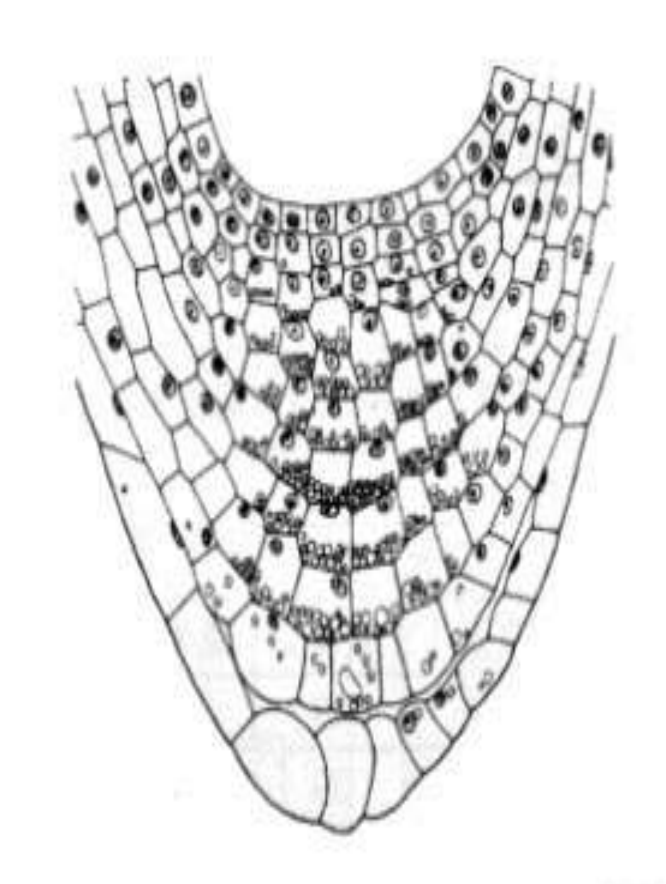
- 1、**向性运动**：由外界因素单方向的刺激而产生的生长性运动。有向光性、向重力性、向化性等。
- 2、**感性运动**：指外界因素作用于整株植物或某些器官所引起的运动。无一定方向性。

- 1（1）**向光性**：植物随光的方向而弯曲的现象。

（2） 向重力性

- 以重力线为标准，向一定方向生长的特性，这种特性称为向重力性。
- 根的正向重力性和茎的负向重力性





假说：与IAA、淀粉粒（平衡石）有关。

重力将一些造粉体细胞器（含淀粉粒）拉向细胞下部，这种细胞器的不均匀分布会引起生长素的重新分配。

图 7-28 两栖焊菜(*Borica amphilia*)含有淀粉粒的根端的

• 向重力性：可能与IAA、淀粉粒（平衡石）有关。

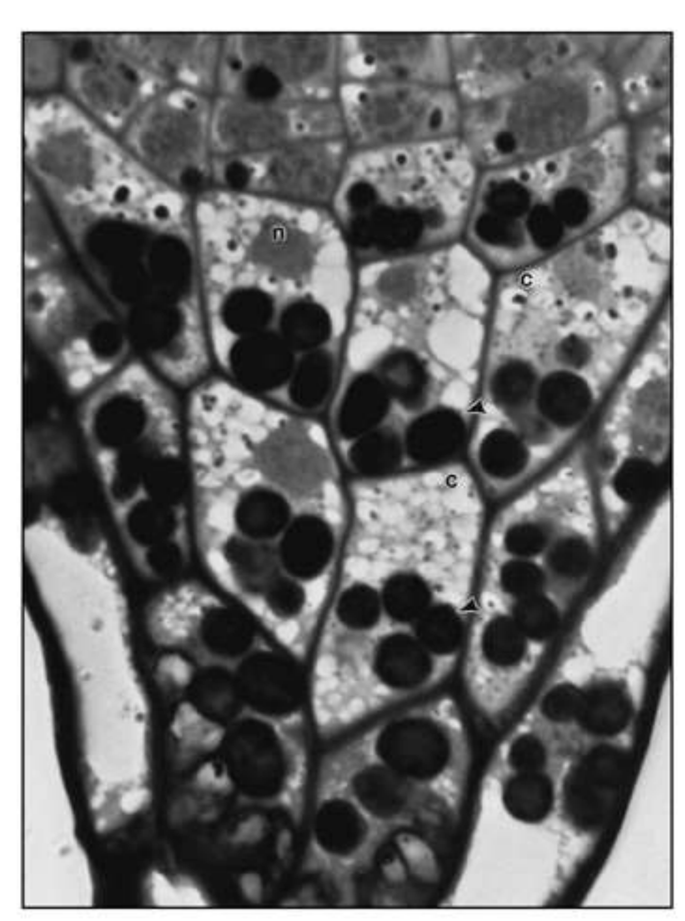
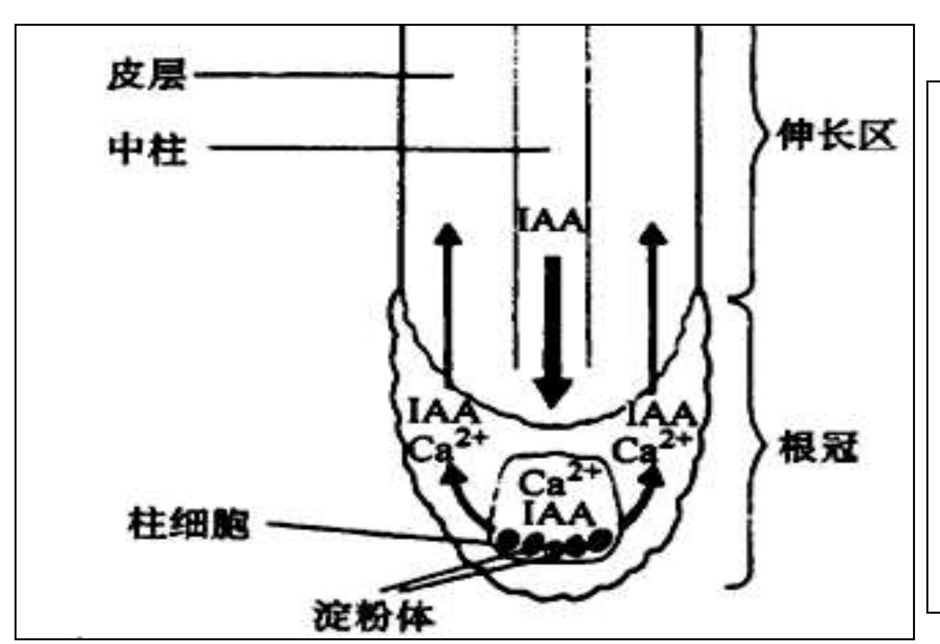
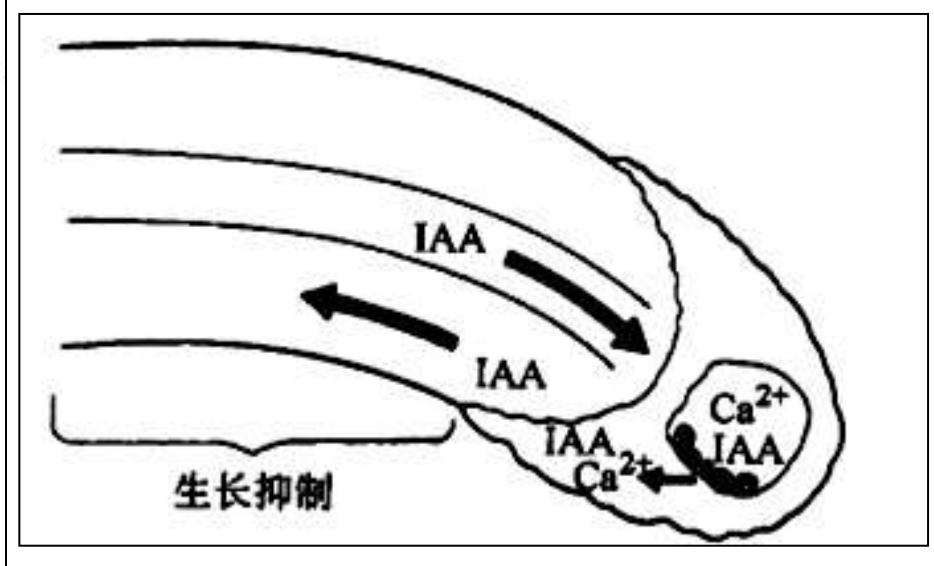


Figure 11.11 A root cap of a tobacco plant. The force of gravity is at the bottom of the picture. Note that the amyloplasts (more or less spherical dark objects) are toward the bottom of each cell. There is conflicting evidence as to whether or not the amyloplasts play a role in the perception of gravity by roots, ×2,000. *(Light micrograph courtesy John Z. Kiss)*





淀粉粒的移动

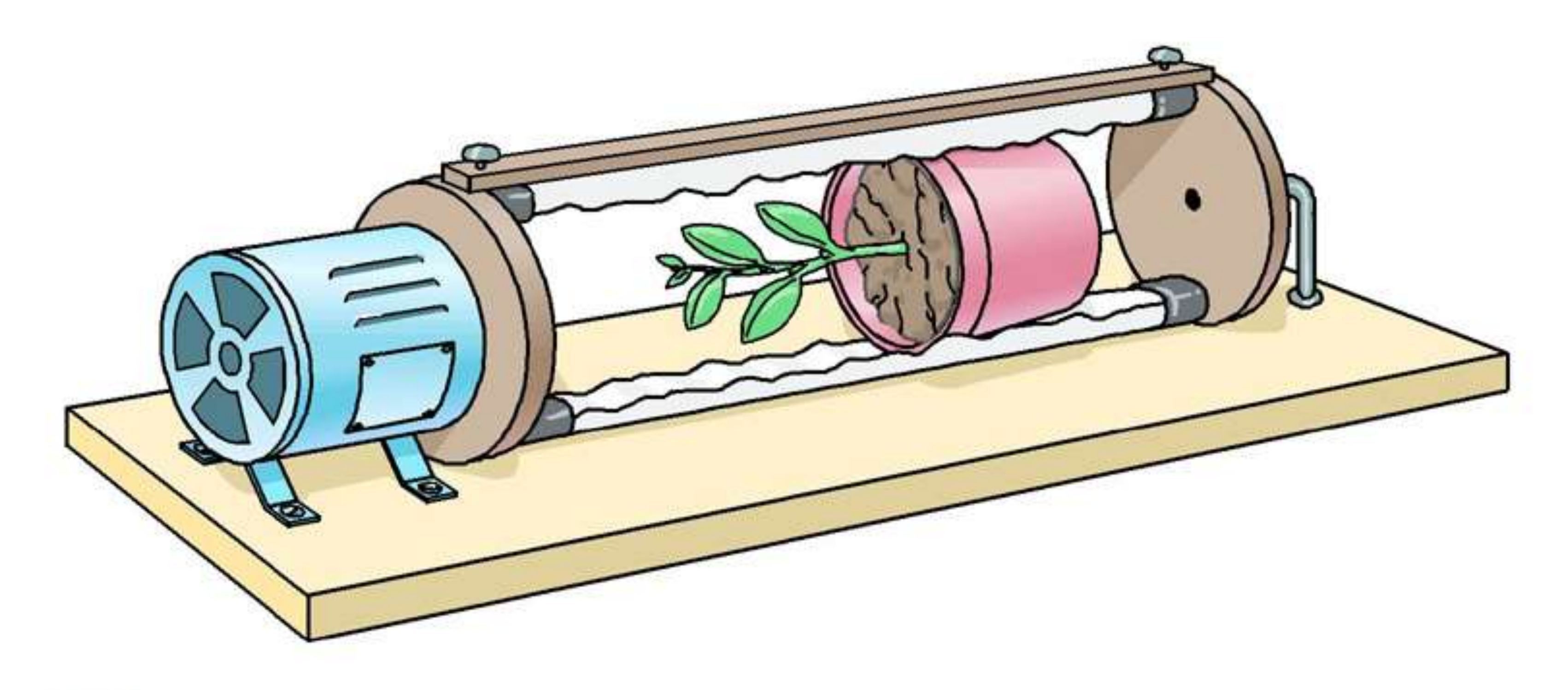


Figure 11.13 A clinostat, which is a tool used by plant biologists to negate the effects of gravity. Growing plants or seedlings are slowly rotated so that the statoliths in cells that perceive gravity do not settle to the bottom, and typical growth or bending of stems or roots away from gravity does not occur.

（3） 向化性

- 植物的向化性是指根向肥料、营养元素等所在地方向生长的特性。

表现在由于某些化学物质在植物根系周围分布不均匀引起的不均等生长。

- 花粉管也表现为向化性。胚囊中某些化学物质引起的，与助细胞有关。

（4） 向触性

- 一种因接触刺激而引起的向性生长运用。
- 既可看做向性运动，又可看作感性运动。
- 典例：豌豆卷须是变态叶，卷须一旦接触支持物，相对一面的生长就加快，于是卷曲起来。
- 向触性使植物依靠支持物而向光生长。



1、向性运动

2、感性运动：指外界因素作用于整株植物或某些器官所引起的运动。无一定方向性。

（1）感震性运动　含羞草受震闭叶（或枝条下垂）





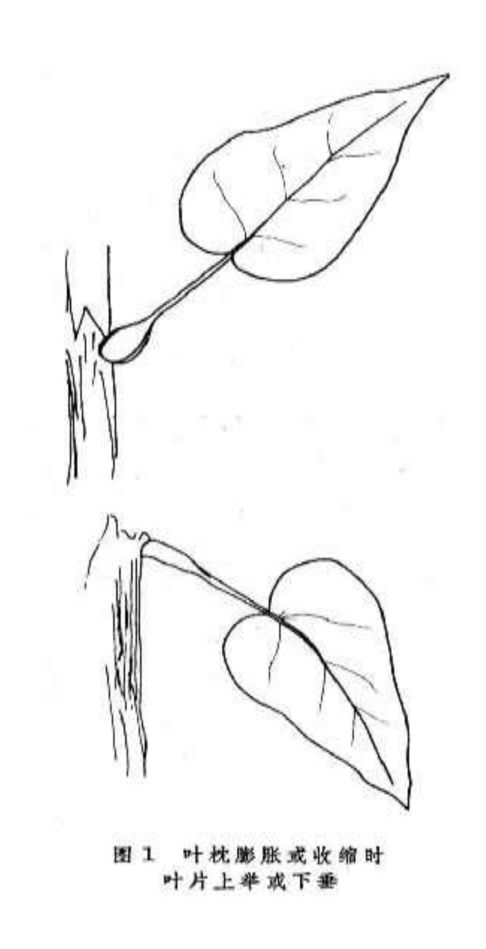
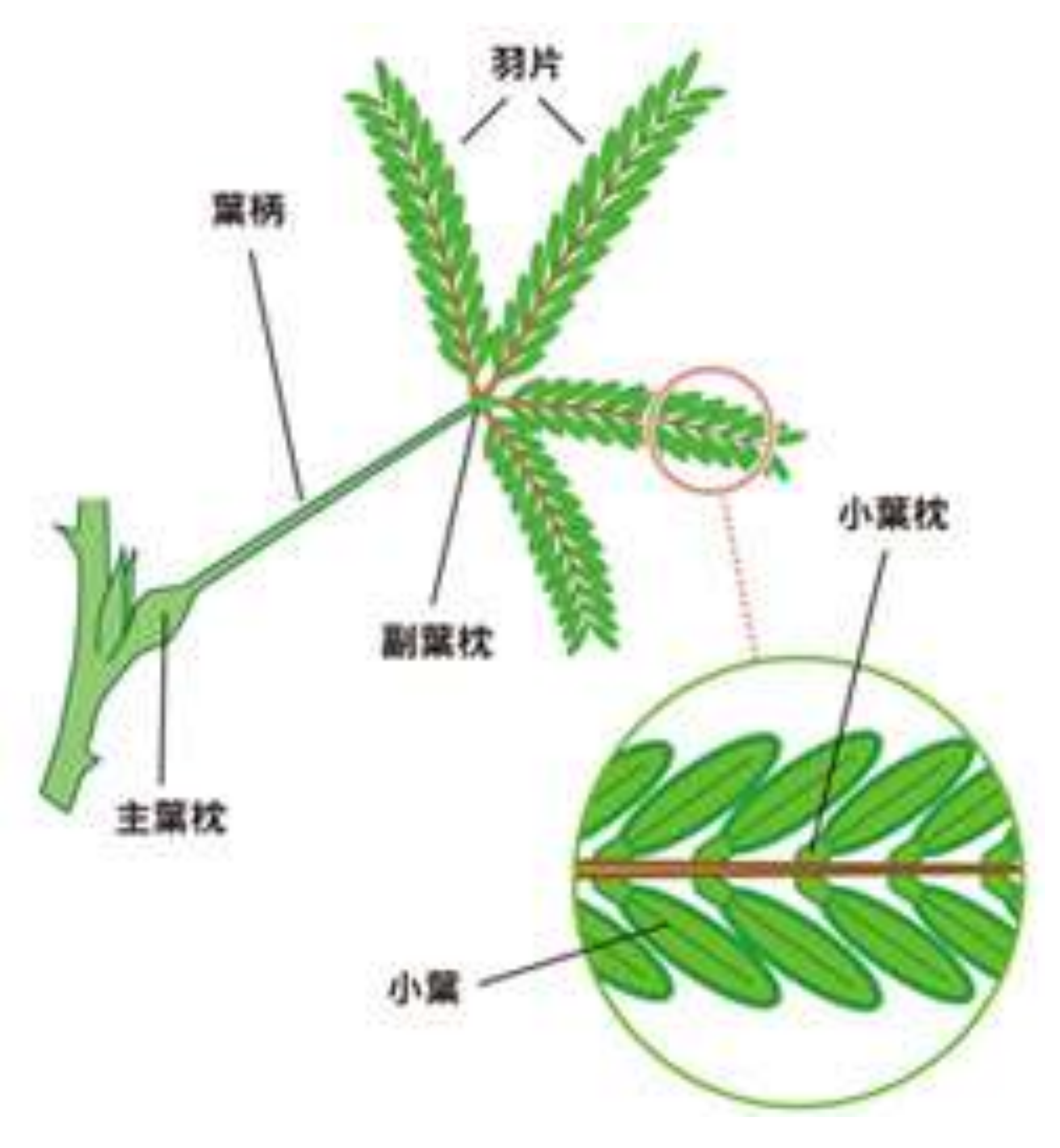


图 1　叶枕膨胀或收缩时叶片上举或下垂

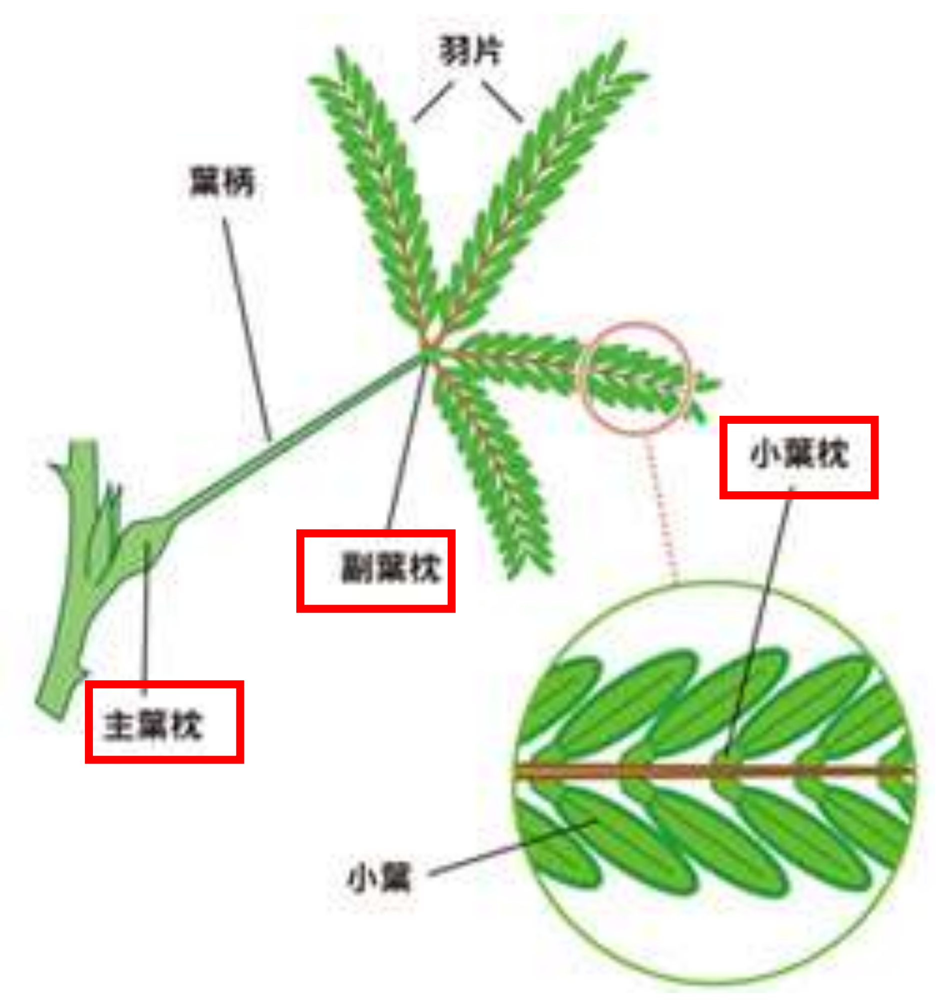
（1）感震性运动　含羞草受震闭叶（或枝条下垂）



1个主叶柄上有4个小叶柄，每个小叶柄上又有许多小的叶片，轻轻一碰，所有小叶都向上合拢，4个小叶柄也合起来。



（1）感震性运动　含羞草受震闭叶（或枝条下垂）



原因：基部有叶枕，这些细胞的膨胀度极易发生变化。

这种由膨胀度变化引起的运动又叫膨胀运动。



1、向性运动

2、感性运动：指外界因素作用于整株植物或某些器官所引起的运动。

无一定方向性。

（2）感夜运动　花昼开夜合或夜开昼合。

含羞草、合欢的叶片(或小叶)白天高挺展开，晚上合拢或下垂，细胞膨压的改变引起。

怎么识别到白天和黑夜呢？

（二）植物有生物钟

1、生物钟

植物体内部的测时系统控制，这种周期性的生理活动会持续进行一段时间。运动的周期不是正好等24小时，而是在22-28小时，因此称为近似昼夜节奏(circadian rhythm)，也叫生物钟或生理钟。



图 7－34　红花菜豆幼苗初生叶在夜间的位置(左)和白天的位置(右)

垂直的

横的

0　12　24　12　24　12　24　12　24　12　24　12　24

钟点

图 7－35　菜豆子叶在恒定的弱光和 20℃ 条件下的运动

生物钟究竟是什么？现在还没有完全了解。已知人和哺乳动物体内，生物钟位于下丘脑中的一组细胞内。但其他生物，包括植物在内，生物钟的定位仍毫无所知。不过近年来分子生物学的研究有了一些进展。对于近似昼夜节律发生了变化的突变型进行研究，鉴定出了啮齿类动物、果蝇、真菌和拟南芥的一些有趣的基因。这些基因编码的是一些转录因子，这些转录因子积累到一定浓度之后就会使其自身的基因失活。浓度下降，则转录又重新开始。这种变化大约以 24 h 为一周期，也就是说，一些特殊蛋白质浓度的周期性变化似乎就是一种钟表。

（二）植物有生物钟

1、生物钟

植物体内部的测时系统控制，这种周期性的生理活动会持续进行一段时间。运动的周期不是正好等24小时，而是在22-28小时，因此称为近似昼夜节奏(circadian rhythm)，也叫生物钟或生理钟。

- 这种昼夜节律并不因环境变化而立即消失，如植物的睡眠运动，人倒时差。
- 很少受温度影响，与其他大多数代谢的不同之处。

2、 光周期

•光周期：昼夜的相对长度。

•光周期现象：植物开花（或发育）对光周期的反应。

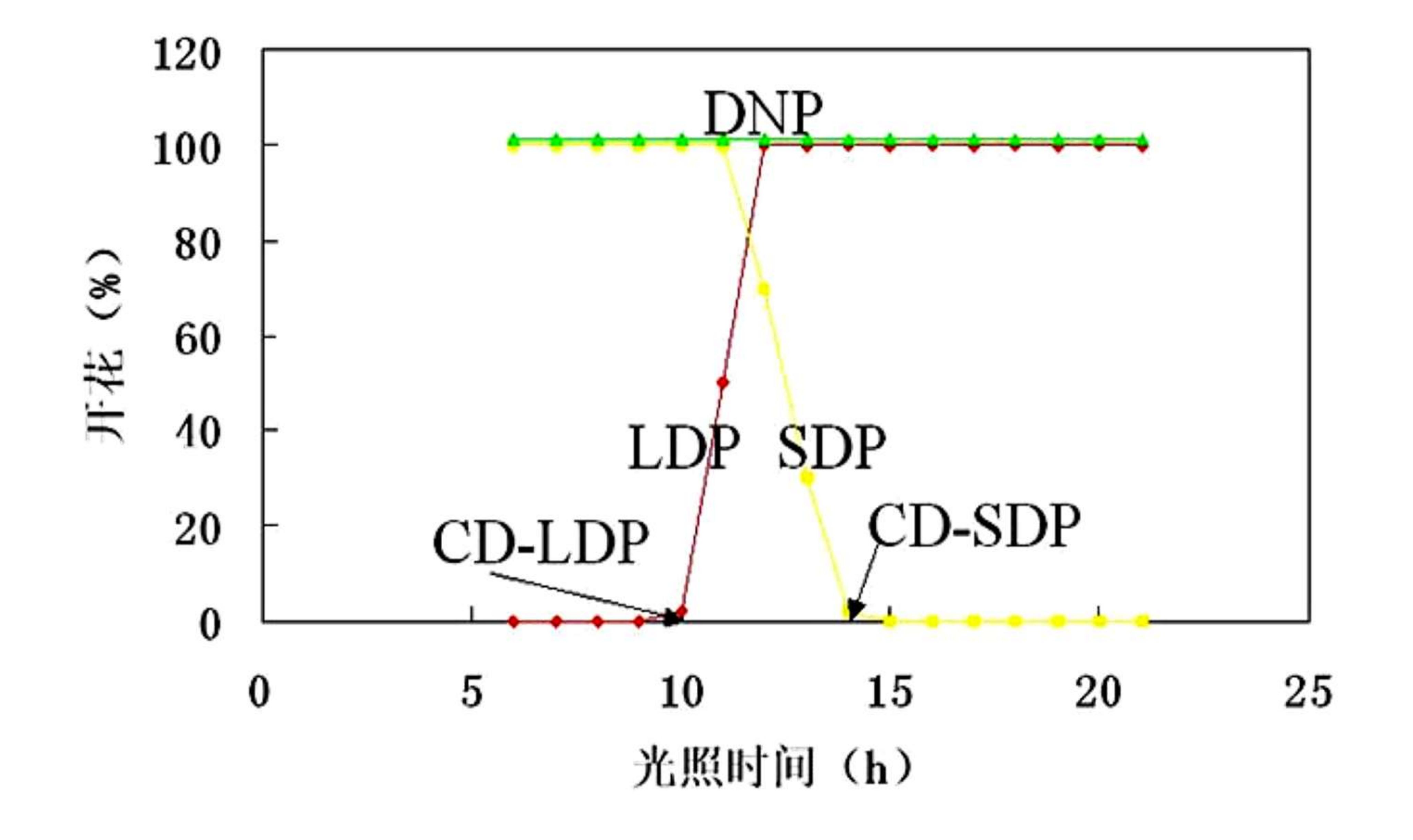
（1） 光周期反应的类型

- 短日植物（SDP）：只有在日长短于其临界日长的条件下才能开花的植物，秋天日长变短时开花。如牵牛、苍耳、紫苏、菊花、烟草、晚稻、（秋）玉米等。
- 长日植物（Long day plants，LDP）：只有在日长长于其临界日长的条件下能才开花的植物，多在春末和夏天日照较长时开花。如小麦、黑麦、天仙子、甜菜、胡萝卜等。
- 日中性植物(Day-neutral plants，DNP ）：不存在临界日长，只要温度等其他条件满足，可在任何日照条件下开花，如番茄、黄瓜、茄子、四季豆等。

（2）临界日长：昼夜周期中诱导短日植物开花的最长的日长；或诱导长日植物开花的最短日长。不同植物的临界日长是不同的。

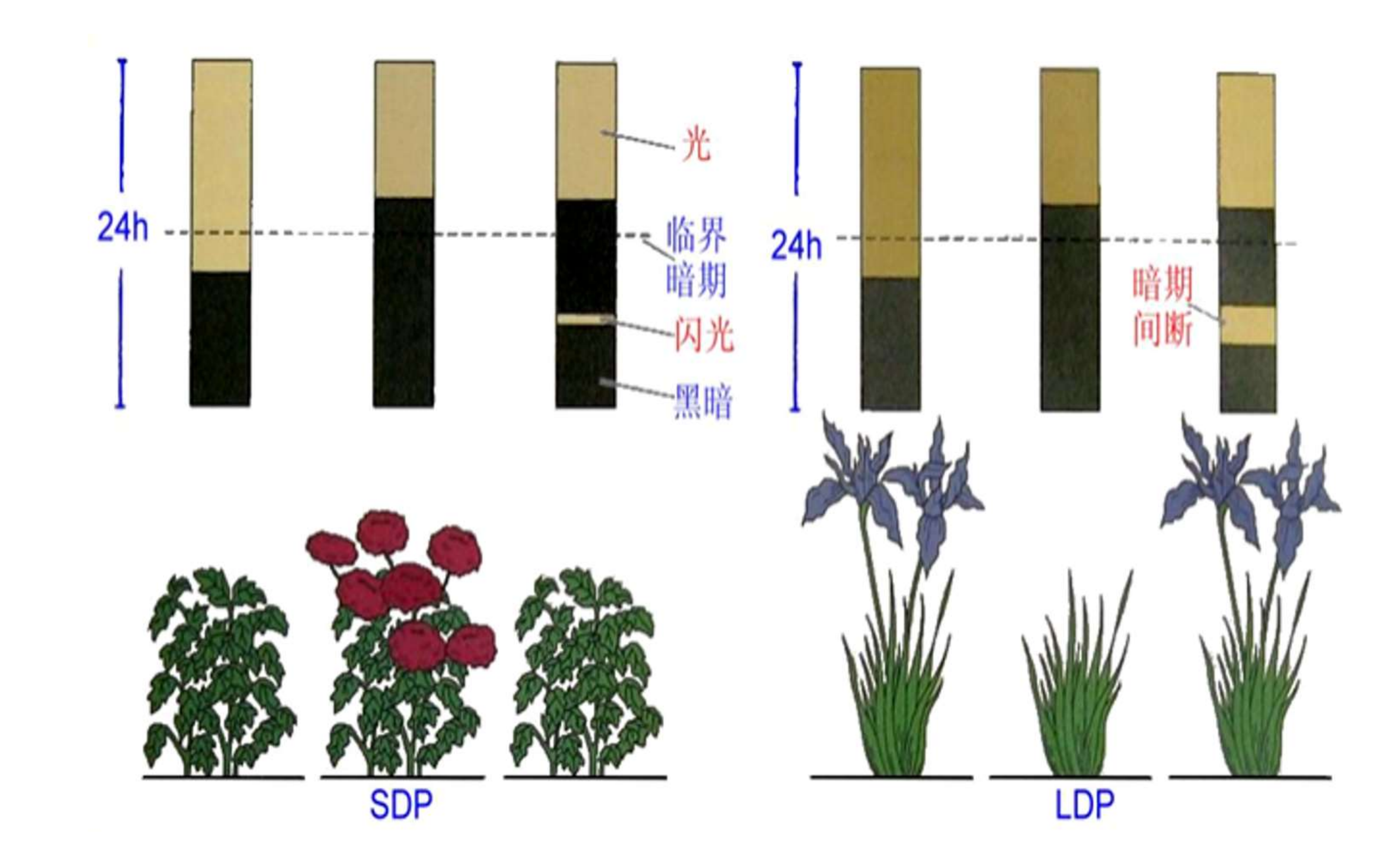
表8-5 一些植物的临界日长

植物名称	临界日长(小时)	植物名称	临界日长(小时)
短日植物:		**长日植物**	
大豆cv. 曼德临(早熟种)	17	大麦	10～14
cv. 北京(中熟)	15	小麦	12 以上
cv. 比洛克西(晚熟)	13～14	菠菜	13
水稻	12～15	甜菜(一年生)	13～14
菊花	15	天仙子	11.5
牵牛	15		
一品红	12.5		
苍耳	15.5		
甘蔗	12.5		



LDP、SDP和DNP植物在不同光期下的开花情况

（3）控制植物开花的不是日长，而是夜长——暗期的光间断实验



- 暗期的光间断试验证明暗期对开花比光期更重要。暗期长度对于开花起决定作用。
- 科学的定义：
- 长日植物应称短夜植物(Short night plants), 是指夜长短于临界夜长才能开花的植物
- 短日植物应称长夜植物(Long night plants)，是指夜长长于临界夜长才能开花的植物。
- 临界夜长是指光暗交替中, 长日植物开花的最长夜长, 短日植物开花的最短夜长。临界期的长短因物种而异。

植物怎么识别黑夜有多长？

（三）植物光敏素与生物钟有关

夜间的光间断，用不同波长的光处理，得到不同的结果。
红光（R）；远红光（FR）

决定短日植物开花的，是最后一次照射，**最后一次用FR的都开花**。

短日（长夜）植物

0 4 8 12 16 20 24(hrs)

R

FR
R

R
FR
R

FR
R
FR
R

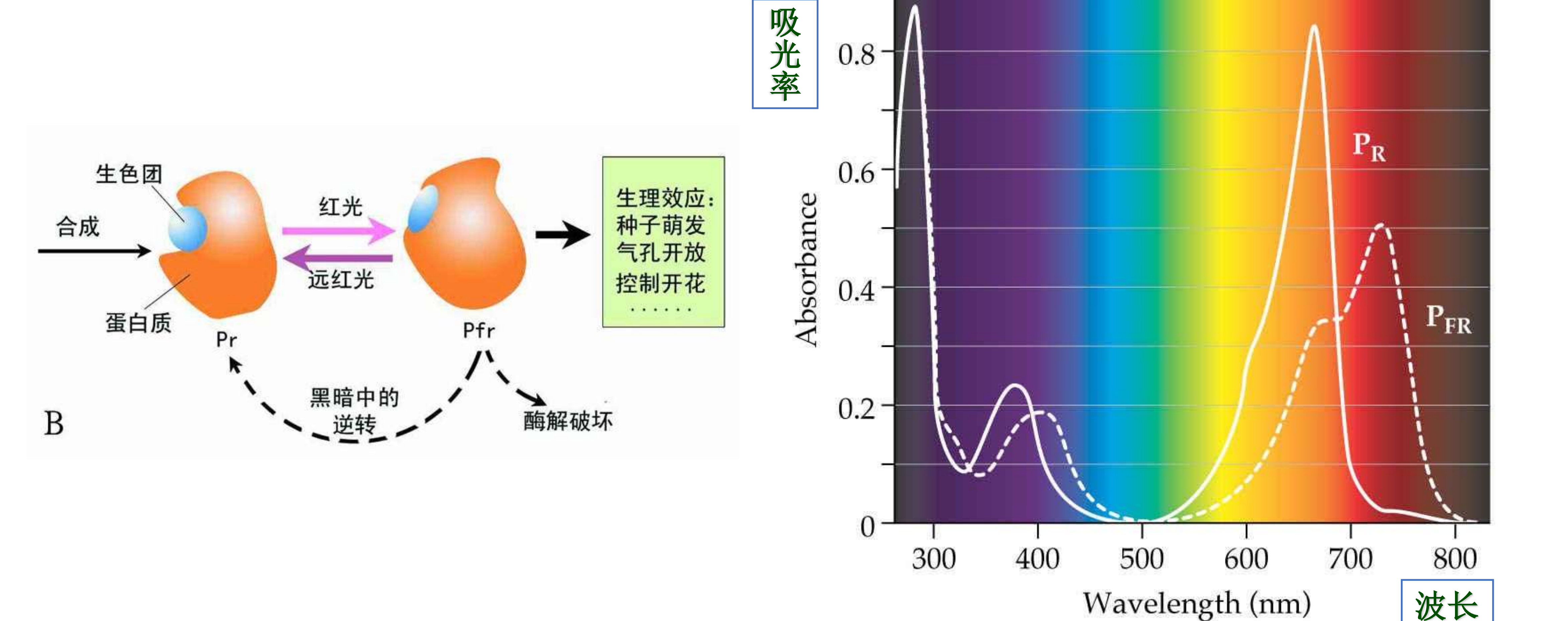
临界夜长

短日植物——最后一次用远红光FR的都开花

长日植物——最后一次用红光R的都开花

	SDP	LDP
R	不开花	开花
R+FR	开花	不开花
R+FR+R	不开花	开花
R+FR+R+FR	开花	不开花

- 光敏色素：（1959）在莴苣中发现。是水溶性的色素蛋白二聚体。
- 有两种形式，吸收红光(R)的Pr形式；吸收远红光(FR)的Pfr形式。



- 光敏色素：（1959）在莴苣中发现。是水溶性的色素蛋白二聚体。
- 有两种形式，吸收红光(R)的Pr形式；吸收远红光(FR)的Pfr形式。
- Pr形式在吸收红光之后，变成Pfr形式，
- Pfr吸收远红光后变成Pr形式，Pfr在黑夜中也会慢慢的转变为Pr形式。



- 白天照射的太阳光中，红光比远红光多得多，所以Pr都转变为Pfr；而在夜间，则Pfr全都转变为Pr。因此日出时，Pr迅速转变为Pfr，而日落后Pfr又慢慢转变为Pr。
- 生物钟感知的时间就是从Pfr开始转变为Pr(日落)到Pr迅速转变为Pfr(日出)之间的时间，恰好与一天的昼夜变化同步。
- 植物光敏素的转变不仅引发开花的响应，也引发其他生理过程如气孔开关、种子萌发等的响应。



•光敏色素Pr和Pfr两种形式，只有Pfr是生理活跃型，Pr在代谢上是惰性的。

•植物开花不是由1种形式决定，而是由Pfr/ Pr的比值决定的。

•长日植物在Pfr/ Pr的比值高时开花，短日植物在Pfr/Pr的比值低时才能开花。

